Stapfia

Nr. 25

LINZ, 20. Dezember 1991

Publikation der
Botanischen Arbeitsgemeinschaft am O.Ö.
Landesmuseum Linz

Zur Frage nach der systematischen Stellung der *Limnanthaceae*.

von

Rosalie Wunderlich †, Wien

Mit einem Nachruf von Univ.-Prof. Dr. Johann Greilhuber

Zur Frage nach der systematischen Stellung der *Limnanthaceae*.

Ein Vergleich mit den *Boraginaceae* s.str.
(*Boraginoideae* sensu GÜRKE 1897),
ausgehend von der Embryologie.

Von

Rosalie Wunderlich

Mit einem Nachruf von Univ.-Prof. Dr. Johann Greilhuber

Wien, 1991

Rosalie Wunderlich

10. 9. 1907 - 18. 12. 1990

Die Wiener Botanik und die Embryologie im speziellen hat durch den Tod von Frau Rosalie Wunderlich im Dezember 1990 einen schmerzlichen Verlust erlitten. Eine große Tradition, die durch den Embryologen Karl Schnarf geprägt war, ist nunmehr ausgeklungen.

Die Drucklegung von Frau Wunderlichs letzter und für ihre Arbeitsweise so charakteristischer Arbeit soll auch Anlaß sein, sich dieser Wissenschaftlerin als Persönlichkeit zu erinnern.



Rosalie Auguste Emma Wunderlich wurde am 10. September 1907 in Wien geboren. Sie legte 1926 an der Lehrerinnenbildungsanstalt in Wien die Matura ab und studierte nach Ablegung der Ergänzungsmatura Botanik an der Universität Wien. Sie wurde am Botanischen Institut der Universität Wien Dissertantin und enge Mitarbeiterin von Professor Karl Schnarf, einem der bedeutendsten Embryologen seiner Zeit.

Aus heutiger Sicht ist es schwer zu verstehen, daß Rosalie Wunderlich, trotz erfolgreicher wissenschaftlicher Arbeit und trotz vollendeter Dissertation, das Doktorat nicht erwarb, sondern vielmehr in ihren "Brotberuf", Volks- bzw. Sonderschullehrerin, zurückging. Offenbar teilte sie in dieser Hinsicht das Schicksal vieler begabter Frauen, die jederzeit eine Universitäts-Laufbahn hätten einschlagen können, wäre das Rollenbild der Frau damals nicht anders als heute gewesen.

Durch die enge Zusammenarbeit mit Schnarf lernte Rosalie Wunderlich viele bedeutende Wissenschaftler persönlich kennen, so auch Professor P. Maheshwari (New Delhi), der sie nach Schnarfs Tod aufforderte, mit ihm zusammen eine Neuauflage von dessen "Vergleichender Embryologie der Angiospermen" herauszugeben. Es muß für sie eine schwere Entscheidung gewesen sein, dieses Angebot, wohl wegen Zeitmangels, nicht anzunehmen.

Bedingt durch die Berufsausübung mußten im Lauf der Zeit die praktischen Untersuchungen zurücktreten, doch arbeitete Rosalie Wunderlich mit äußerster Professionalität auf dem Gebiet der Systematischen Embryologie weiter. Davon zeugen zunächst die großen und extrem gründlichen Publikationen über die systematische Bedeutung bestimmter Merkmale und die taxonomische Stellung kritischer Verwandtschaftsgruppen aus embryologischer Sicht. Der ganze Umfang ihrer Arbeit wurde jedoch dem Außenstehenden erst bewußt, wenn er sehen konnte, welche Fülle an Problemen konkret bearbeitet wurde und teilweise bereits in Manuskriptform vorlag. Ganz offensichtlich war auch eine neue "Systematische Embryologie der Angiospermen" in Arbeit. Es ist ein großer Verlust für die Botanik, daß dieses Projekt nicht vollendet werden konnte. All das war natürlich nur mit einer konsequenten Literaturarbeit möglich. Bis in die frühen siebziger Jahre hatte sie als freie Mitarbeiterin sogar ein eigenes Zimmer im Botanischen Institut der Universität Wien. Als dann der Raumbedarf im Institut stieg, begnügte sie sich mit einem Bibliotheksplatz. Der Sonntag gehörte dem Literaturstudium am Institut, wo man sie vom frühen Nachmittag bis in die späte Nacht in der Bibliothek sehen konnte, wie sie die neu erschienenen Arbeiten registrierte, exzerpierte und die Befunde katalogisierte. Dabei beachtete sie nicht nur die embryologischen Arbeiten, sondern alles, was mit der Systematischen Embryologie in Zusammenhang steht, also Morphologie, Cytologie, Phytochemie, und natürlich Systematik im allgemeinen und im speziellen. Wenn man ein embryologisches Problem hatte und sie um die Literatur bat, hatte man spätestens 14 Tage darauf eine vollständige Zitatensammlung samt wichtigen Befunden - es war ja alles registriert und greifbar.

Für die Breite ihres wissenschaftlichen Horizonts spricht beispielsweise auch die ungemein intelligent recherchierte und geradezu aufwühlende Arbeit über den Anlaß, der Gregor Mendel zur Durchführung seiner Kreuzungsexperimente bewogen haben dürfte. Ihr, der Embryologin, war es vorbehalten geblieben, dank ihres Spezialwissens in jener kritischen Fußnote in Mendels tausendfach durchforschter Arbeit den Schlüssel zu seiner Motivation zu erkennen.

Ich erinnere mich an so manche sonntägliche Diskussion mit Frau Wunderlich, die von ihrer Seite immer mit jugendlicher Begeisterung, ja Leidenschaftlichkeit geführt wurde. Gleichwohl merkte man, daß hinter der ganz rationalen und ungemein objektiven Wissenschaftlerin eine sensible Persönlichkeit stand.



Rosalie Wunderlich mit Prof. K. Schnarf (rechts) auf einem Photo, das im Sommersemester 1937 am Alpinum des Botanischen Gartens der Universität Wien aufgenommen wurde.

Das Institut für Botanik der Universität Wien verdankt Rosalie Wunderlich viel. Über ihre Publikationstätigkeit hinaus hat sie Generationen von Studenten und Wissenschaftlern beraten und sie war bis zuletzt Begutachter aller embryologischen Manuskripte, die bei der "Österreichischen Botanischen Zeitschrift" bzw. später bei der "Plant Systematics and Evolution" eingereicht wurden. Durch ihre qualitätsvollen und nützlichen Arbeiten wie auch durch ihre internationalen wissenschaftlichen Kontakte war sie bis in die Gegenwart in der Fachwelt namentlich sehr gut bekannt. Sie wurde auch häufig von indischen Universitäten um Begutachtung von embryologischen Dissertationen gebeten.

In ihren letzten Jahren war sie in zunehmendem Maß durch eine schwere Polyarthritis beeinträchtigt. Dennoch schaffte sie es, ihr letztes umfangreiches Manuskript abzuschließen. Wir dürfen es uns zur Ehre anrechnen, die Veröffentlichung zu besorgen.

Wien, im April 1991

Univ.- Prof. Dr. Johann Greilhuber

Institut für Botanik der Universität Wien,
Abteilung für Systematische Karyologie und
Embryologie der Höheren Pflanzen

Rennweg 14
A-1030 Wien

Liste der Originalveröffentlichungen von Rosalie Wunderlich

1. Vergleichende Untersuchungen von Pollenkörnern einiger Liliaceen und Amaryllidaceen. Oesterr. Bot. Z. 85: 30-55 (1936).

2. Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae-Scilloideae*. Flora 132: 48-90 (1937).

3. Ein künstlich bestäubter Fruchtknoten von *Yucca filamentosa*. Oesterr. Bot. Z. 87: 109-113 (1938).

4. Schnarf. K. & Wunderlich, R.: Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae-Asphodeloideae*. Flora 133: 297-327 (1939).

5. Die *Agavaceae* HUTCHINSONs im Lichte ihrer Embryologie, ihres Gynözeum-, Staubblatt- und Blattbaues. Oesterr. Bot. Z. 97: 437-502 (1950).

6. Über das Antherentapetum mit besonderer Berücksichtigung seiner Kernzahl. Oesterr. Bot. Z. 101: 1-63 (1954).

7. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. Oesterr. Bot. Z. 106: 203-293 (1959).

8. The *Pogostemoneae* - a debatable group of *Labiatae*. J. Indian Bot. Soc. 42 A, Maheshwari Commem. vol.: 321-330 (1963).

9. Zur Deutung der eigenartigen Embryoentwicklung von *Paeonia*. Oesterr. Bot. Z. 113: 395-407 (1966).

10. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens. Oesterr. Bot. Z. 114: 383-483 (1967).

11. Some remarks on the taxonomic significance of the seed coat. Phytomorphology 17: 301-311 (1968).

12. Die systematische Stellung von *Theligonum*. Oesterr. Bot. Z. 119: 329-394 (1971).

13. Der wissenschaftliche Streit über die Entstehung des Embryos der Blütenpflanzen im zweiten Viertel des 19. Jahrhunderts (bis 1856) und MENDELs "Versuche über Pflanzenhybriden". Acta Musei Moraviae, Sci. nat., 67 (Folia Mendeliana 17): 225-242 (1982).

14. The scientific controversy about the origin of the embryo of phanerogams in the second quarter of the 19th century (up to 1856) and MENDEL's "Versuche über Pflanzenhybriden". In: GREGOR MENDEL and the Foundation of Genetics (eds. V. OREL and A. MATALOVA), proceedings of the symposium "The past, present and future of genetics" held in Kuparovice, Czechoslovakia, August 26-28, 1982, pp. 229-235. Brno (1983).

15. Zur Frage nach der systematischen Stellung der *Limnanthaceae*. Ein Vergleich mit den *Boraginaceae* s.str. (*Boraginoideae* sensu GÜRKE 1897), ausgehend von der Embryologie. Stapfia (Linz) 25: 1-59 (1991).

Dem führenden Embryologen seiner Zeit
und Verfasser der "Vergleichenden Embryologie der Angiospermen" (1931),
Univ.- Professor Dr. KARL SCHNARF (1879-1947),
meinem unvergeßlichen Lehrer, in dankbarem Gedenken gewidmet.

Rosalie Wunderlich

Zur Frage nach der systematischen Stellung der *Limnanthaceae*.

Ein Vergleich mit den *Boraginaceae* s.str.
(*Boraginoideae* sensu GÜRKE 1897),
ausgehend von der Embryologie.

Inhaltsübersicht

I. Einleitung

Die kleine nordamerikanische Familie der *Limnanthaceae* (die nur aus den beiden Gattungen *Limnanthes* und *Floerkea* besteht) hat noch immer keine befriedigende systematische Stellung gefunden, wie neuerdings auch aus der Arbeit von HOFMANN & LUDEWIG (1985) hervorgeht. Die beiden Autoren geben in ihrer Tab. 1 eine chronologische Übersicht der verschiedenen Auffassungen von LINDLEY (1833) bis THORNE (1981). In weitaus den meisten Systemen werden die *Limnanthaceae* den *Geraniales* bzw. *Gruinales* zugeordnet. Sie werden aber auch als enger verwandt mit den *Tropaeolaceae* und den *Balsaminaceae* (zwei Familien von ebenfalls unsicherer systematischer Stellung) angesehen (HALLIER 1912; CORNER 1976) oder sie bilden mit den *Tropaeolaceae* allein die Ordnung der *Tropaeolales* (DAHLGREN 1980, 1983). Ältere Autoren (PAYER 1857; CHATIN 1856) brachten die *Limnanthaceae* in Verbindung mit den *Coriariaceae*. So auch ENGLER (1892) innerhalb seiner *Sapindales*; ENGLER war sich jedoch bewußt, daß an eine nähere Verwandtschaft der *Limnanthaceae* mit den Familien der *Sapindales* "nicht zu denken ist, ebensowenig sind sie aber auch nahe verwandt mit den *Geraniaceae*". Diese Ansicht ENGLERs zitiert REICHE (1896, S. 136).

TAKHTAJAN (1959, 1973, 1980) beließ die *Limnanthaceae* in seinen Systemen bei den *Geraniales*. Er hebt aber besonders hervor (1973, S. 139), daß sie zwar den *Geraniaceae* am meisten ähneln, sich jedoch von diesen unterscheiden "durch den sehr eigenartigen Pollen, das diplostemone Andrözeum, den deutlich ausgeprägten gynobasischen Griffel, in Bau und Stellung der Samenanlagen, die nur ein Integument besitzen, und durch den ungewöhnlichen Typ des tetrasporischen weiblichen Gametophyten. ...... Deshalb wäre es möglich, daß sie ziemlich entfernt von den *Geraniaceae* stehen".

DAHLGREN (1975, 1977) stellte die *Limnanthaceae* zunächst zu den *Capparales*, vermutlich auf Grund gewisser chemischer Merkmale (vgl. dazu Tab. 3 bei HOFMANN & LUDEWIG 1985). Diese Ansicht gab er 1980 auf, bemerkt aber 1983 (S. 135) neuerdings, daß die "*Tropaeolaceae* and *Limnanthaceae* make up *Tropaeolales*, also placed near *Geraniales*, but a position near *Capparales* may after all be more appropriate". Im letzten "Dahlgrenogram" (G. DAHLGREN 1989) folgen tatsächlich die "*Tropaeolales*" (incl. *Limnanthaceae*) unmittelbar auf die "*Capparales*".

HOFMANN & LUDEWIG (1985) kommen auf Grund ihrer morphologischen Untersuchungen zu dem Schluß, daß "die Einordnung der *Limnanthaceae* in die *Gruinales* ebenso wenig zwingend (ist) wie die Abtrennung der *Limnanthaceae* und *Tropaeolaceae* und deren Zusammenfassung zur Ordnung der *Tropaeolales*", die auf die *Geraniales* folgen. Ihrer Ansicht nach werden die *Geraniales* dadurch nicht einheitlicher, wenn die *Tropaeolales* aus ihnen ausgeschlossen werden. Sie finden außerdem, daß es "beim gegenwärtigen Stand der morphologischen Kenntnisse nicht möglich ist, einem der verschiedenen Systemvorschläge aus plausiblen Gründen den Vorzug zu geben. Auch die chemischen Merkmale klären die Verwandtschaft nicht".

Ebenso resignierend hatte STENAR (1925) seine embryologischen Untersuchungen über *Limnanthes douglasii* abgeschlossen. Die systematische Stellung von *Limnanthes* wäre womöglich "noch unsicherer als vorher"; denn "vom embryologischen Standpunkt bestehen ebenso wenig Hindernisse, die Familie in die *Sapindales*-Reihe wie in die *Gruinales*-Reihe oder in die *Sympetalen* einzuordnen".

WETTSTEIN hatte bereits 1907 und unverändert in der letzten Auflage (1935, S. 820) auf die unitegmische Samenanlage hingewiesen, ein "Merkmal, das bei den *Sympetalen* häufig auftritt, an welche die *Limnanthaceae* in mehrfacher Hinsicht erinnern". Er denkt (1935, S. 860) an "eventuelle Beziehungen zu den *Convolvulaceae*", gibt aber keinerlei Begründung für diese Auffassung, und STENAR (1925), der dieser Frage nachgegangen ist, konnte in dieser Hinsicht keine Anhaltspunkte finden (s. o.). So erwähnen HOFMANN & LUDEWIG (1985) zwar WETTSTEINs Hinweis, ziehen jedoch derartige Beziehungen anscheinend überhaupt nicht in Betracht.

Auch MAHESHWARI & JOHRI (1956) denken nicht an eventuelle Zusammenhänge mit den *Sympetalen*, sondern fassen die *Limnanthaceae*, deren isolierte Stellung besonders betonend (sie selbst haben *Floerkea* embryologisch untersucht), als eine eigene Ordnung ("*Limnanthales*") auf (s. auch JOHRI 1963, 1970).

Nach SCHNARF (1931, S. 141) zeigen die *Limnanthaceae* "durch den Bau ihrer Samenanlagen und andere Eigentümlichkeiten, daß sie nicht zu den *Gruinales* gehören". Er gibt aber keine weiteren Einzelheiten zur Begründung an.

In den folgenden Ausführungen wird noch einmal die Frage nach der systematischen Stellung der *Limnanthaceae* aufgeworfen. Vielleicht könnte gerade die Embryologie hiefür entscheidende Hinweise geben, die auch durch andere Kriterien eine Stütze finden.

II. Die *Limnanthaceae*, verglichen mit Familien der *Sympetalae* (sensu WETTSTEIN) hinsichtlich ihrer Samenanlage und Samenentwicklung

Die unitegmische, tenuinuzellate Samenanlage der *Limnanthaceae* weist entschieden auf Beziehungen zu den Sympetalen hin. Auch die nukleäre Endospermentwicklung findet sich bei (bzw. innerhalb) mehreren Sympetalen-Familien. Bei den *Limnanthaceae* kommt aber noch hinzu, daß die innere Epidermis des einzigen, dicken Integumentes nicht zu einem Integumenttapetum ("Mantelschichte", "Endothelium") ausgebildet wird. Außerdem verlaufen im Integument mehrere Gefäßbündel. Diese Merkmale (nukleäres Endosperm, Fehlen des Integumenttapetums, aber Vorhandensein von verzweigten Integumentgefäßen) treffen nach den vorliegenden Untersuchungen nur in ganz wenigen *Sympetalen*-Familien zusammen, nämlich bei den *Sapotaceae*, den *Convolvulaceae* (incl. *Cuscuta*) und einigen Vertretern der *Boraginaceae-Boraginoideae* sensu GÜRKE (1897) (SCHNARF 1931; KÜHN 1927; WUNDERLICH 1959; VERESHCHAGINA 1987).

Die *Sapotaceae* (Holzpflanzen der Tropen und Subtropen) und die *Convolvulaceae* (incl. *Cuscuta*) weisen - jede Familie für sich - einen eigenen charakteristischen Bau der Samenschale auf (NETOLITZKY 1926; CORNER 1976), ganz abweichend von dem der *Limnanthaceae*. Dagegen sind in dieser Hinsicht die Unterschiede zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginoideae* (bzw. *Boraginaceae* s.str.) kaum von Bedeutung. Außerdem weisen die *Limnanthaceae* noch einige weitere auffallende embryologische Merkmale auf, die sich auch bei einigen Vertretern der *Boraginoideae* finden.

Nach WILLIS (1966, S. 655) sind die *Limnanthaceae* "probably related to *Geraniaceae*". Seine zusätzliche Bemerkung, "considerable external similarity to *Polemoniaceae* and *Hydrophyllaceae*", könnte Anlaß sein, nähere Beziehungen zu diesen beiden Familien zu vermuten. Die bisher vorliegenden embryologischen Untersuchungen und andere Merkmale sprechen jedoch nicht dafür. Die *Polemoniaceae* und *Hydrophyllaceae* haben zwar auch eine unitegmische, tenuinuzellate Samenanlage wie die *Limnanthaceae*, aber es wird - im Unterschied zu diesen - ein Integumenttapetum differenziert, und verzweigte Integumentgefäße fehlen. Außerdem ist die Pollenmorphologie der *Polemoniaceae* (polyporat, polyforat) von der der *Limnanthaceae* sehr verschieden; die *Hydrophyllaceae* hinwieder (die allerdings embryologisch sehr heterogen sind - vgl. FULVIO 1979 - und einer gründlichen Untersuchung aller Gattungen bedürfen würden) haben meist ein zelluläres Endosperm, z.T. mit sehr aggressiven terminalen Haustorien. Ferner haben die *Polemoniaceae* und *Hydrophyllaceae* - im Gegensatz zu den *Limnanthaceae* (siehe die weiteren Ausführungen in dieser Arbeit) - terminale Griffel und Kapselfrüchte, die vorwiegend mehr- bis vielsamig sind. Die Samen enthalten außerdem Endosperm, besonders reichlich bei den *Hydrophyllaceae*, deren Embryo "meistens sehr klein" ist (BRAND 1913, S. 22; vgl. auch MARTIN 1946).

III. Die Embryologie und das Perikarp der *Limnanthaceae* und der *Boraginaceae* s.str.

Abkürzungen wurden bei der Aufzählung der Literatur in Klammer nach einem Autor beigefügt, wenn ein einziges Organ untersucht oder verwertet wurde:

Anth. = Anthere
Anth.tap. = Antherentapetum
Emb. = Embryo
End. = Endosperm
Es. = Embryosack
Int. = Integument
Int.gef. = Integumentgefäße
Kotyl. = Kotyledonen
Perik. = Perikarp
Poll. = Pollen
Poll.morph. = Pollenmorphologie
Sa.anl. = Samenanlage
Sam. = Samen
Sa.sch. = Samenschale

1. Die Embryologie und das Perikarp der *Limnanthaceae*

Literatur: Zusammenfassungen bei DAVIS 1966; ERDTMAN 1952 (Poll.morph.); JOHRI 1970; MAHESHWARI 1950, S. 125-128 (Es.); NETOLITZKY 1926 (Sam.); SCHNARF 1931; ZHUKOVA 1985.

Limnanthes (die meisten Angaben beziehen sich auf *L. douglasii*): BREWBAKER 1967 (Poll.); EYSEL 1937; FAGERLIND 1939; GUIGNARD 1893, S. 307; HOFMANN & LUDEWIG 1985; HOFMEISTER 1858; HUYNH 1971, 1972 a, 1982 (Poll.morph.); LUBCOCK 1892 (Keimlinge); MASON 1951, 1952; MATHUR 1956; SCHOLZ 1964 (Fig. 96 E); STENAR 1925; TIEGHEM 1898 (Sa.anl.).

Floerkea proserpinacoides: JOHRI & MAHESHWARI 1951; MAHESHWARI & JOHRI 1956; MARTIN 1946 (Sam.).

Anthere und Pollen. Die Antherenwand besteht aus der Epidermis, dem Endothecium (bei *Limnanthes* nach MATHUR mit "prominent bands"; bei *Floerkea* aber ohne Verdickungen), zwei mittleren Schichten und dem einschichtigen Sekretionstapetum, dessen Zellen 1-2(auch mehr)-kernig werden; keine Differenzierung in ein äußeres und inneres Tapetum; kein Plazentoid.

Im Querschnitt durch die Anthere ist in jedem der vier Pollensäcke eine größere Zahl von Pollenmutterzellen vorhanden. Die Teilung der Pollenmutterzellen erfolgt durch simultane Cytokinese. Jede Mikrospore zeigt schon im Tetradenverband eine Einschnürung und Heteropolarität (Fig. 1 a). Die generative Zelle entsteht bei *L. douglasii* "in the larger calotte" der Mikrospore (HUYNH 1972 a; MATHUR 1956), ebenso auch bei *Floerkea* (MAHESHWARI & JOHRI 1956) (Fig. 1 b-d). Das reife Pollenkorn ist bei beiden Gattungen zweizellig (BREWBAKER 1967; MAHESHWARI & JOHRI; MATHUR).

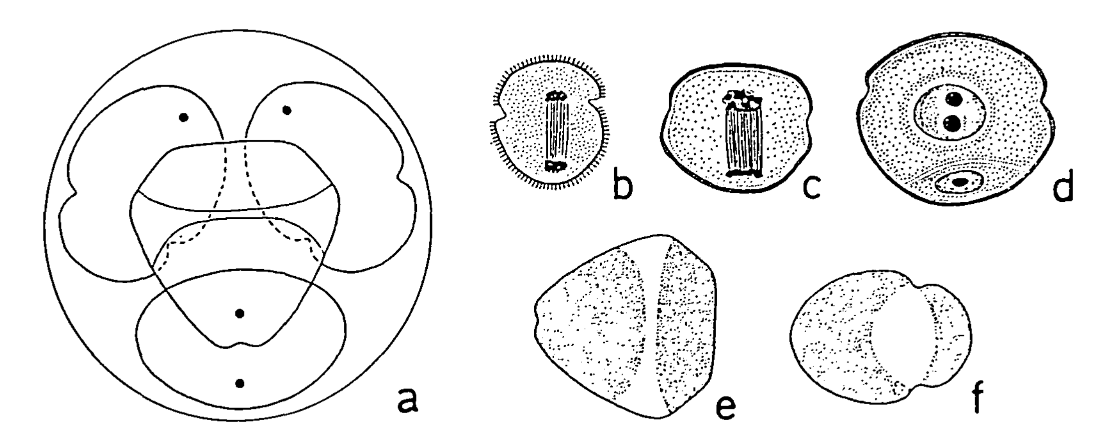


Fig.1. *Limnanthaceae*. a,c-f) *Limnanthes douglasii*. b) *Floerkea proserpinacoides*. a) Mikrosporentetrade. b,c) Erste Teilung im Pollenkorn. d) Junges, zweizelliges Pollenkorn. e,f) Zwei verschiedene Ansichten eines jungen Pollenkornes. Fig. a nach HUINH 1972 a; Fig. b nach MAHESHWARI & JOHRI; Fig. c,d nach MATHUR; Fig. e,f nach HUINH 1982.

Nach ERDTMAN sind die Pollenkörner von *Floerkea* und vier *Limnanthes*-Arten "morphologically unique", "probably unsymmetrically 2-colpate (or 2-colporate ?), syncolpate (derived from ordinary symmetrical 3-colpate ?), ... tenui-exinous ..... Apertures and shape difficult to elucidate and interpret". MAHESHWARI & JOHRI (1956) geben für *Floerkea* "4-colporate" Pollenkörner an, ihre Figuren 18, 19, 21 lassen aber nur auf 2 Aperturen schließen.

HUYNH (1971, 1972 a, 1982) untersuchte sehr eingehend die Entwicklung des eigenartigen Pollenkornes von *Limnanthes douglasii*. Er kommt zu dem Ergebnis, daß die "2 colpi ..... have their apices united at the poles, ... so as to form a colpal girdle surrounding the pollen grain". Das Pollenkorn ist auf diese Weise in zwei Teile, die aber ungleich sind, gegliedert (Fig. 1 e, f). Diese ungleiche Zweiteilung ist auf den Abbildungen verschiedener Autoren zu sehen (ERDTMAN, Fig. 141 a, d, e; MATHUR, Fig. 8-10; MAHESHWARI & JOHRI, Fig. 19; HUYNH 1972 a, Fig. 10-15; 1982).

Über die neue Interpretation der Pollenmorphologie von *Limnanthes douglasii* (BUCHNER et al. 1990) siehe S ?? .

Samenanlage (Fig. 3 a). In jedem der - je nach Art - 5, 4 oder 3 Karpelle befindet sich nur eine einzige basale Samenanlage. Sie ist anatrop, tenuinuzellat und besitzt ein einziges viel(14-15-20)-schichtiges Integument. Die ziemlich lange Mikropyle ist nach außen und unten gewendet. Das Gefäßbündel der Raphe verzweigt sich in der Chalaza, und seine Äste (bei *Limnanthes* etwa 8-9) verlaufen im Integument bis in die Höhe der Mikropyle.

Weibliches Archespor. Mehrere Archesporzellen, aber nur eine wird zur Megasporenmutterzelle. Deckzellen werden nicht gebildet.

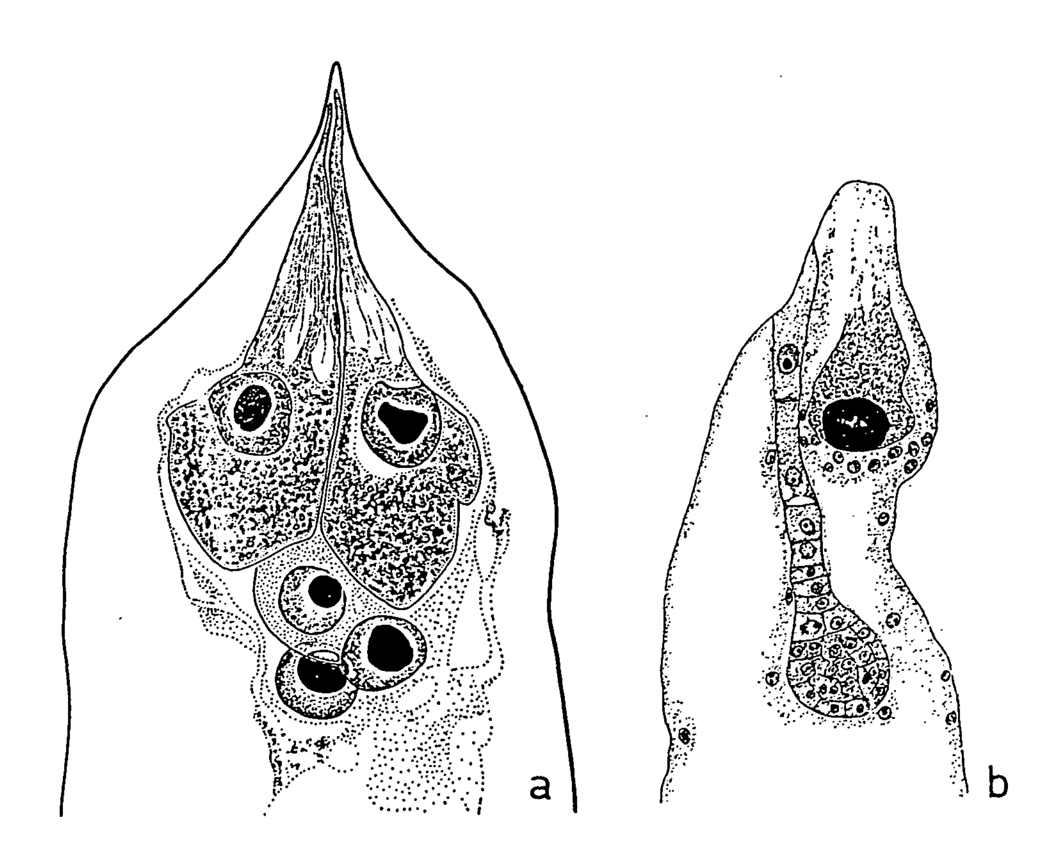


Fig.2. *Limnanthaceae. Limnanthes douglasii.* a) Mikropylarer Teil eines befruchtungsreifen Embryosackes mit Eiapparat und zwei Polkernen; x 590, nach MATHUR. b) Mikropylarer Teil eines Embryosackes mit vielzelligem Embryo, persistierender Synergide und nukleärem Endosperm; x 190, nach STENAR.

Embryosack. Nach übereinstimmenden Beobachtungen wird bei beiden Gattungen nach der ersten meiotischen Teilung der Megasporenmutterzelle keine Wand gebildet. Der mikropylare Dyadenkern ist stets größer als der chalazale; letzterer degeneriert in der Folge. Der mikropylare Dyadenkern teilt sich in zwei Megasporenkerne; aus dem mikropylaren Megasporenkern entstehen nach zwei weiteren Teilungen der Eiapparat und der obere Polkern. Der zweite (chalazal gelegene) Megasporenkern teilt sich meist nur einmal, und zwar in einen größeren Kern (der als unterer Polkern angesehen wird) und in einen kleineren chalazalen Kern (Antipode). Der Embryosack ist daher in diesem Fall 6-kernig. Gelegentlich wurde aber noch eine weitere Teilung dieser letzteren Kerne beobachtet, entweder nur des oberen oder (selten) beider Kerne, so daß auch 7- bzw. 8-kernige Embryosäcke entstehen können.

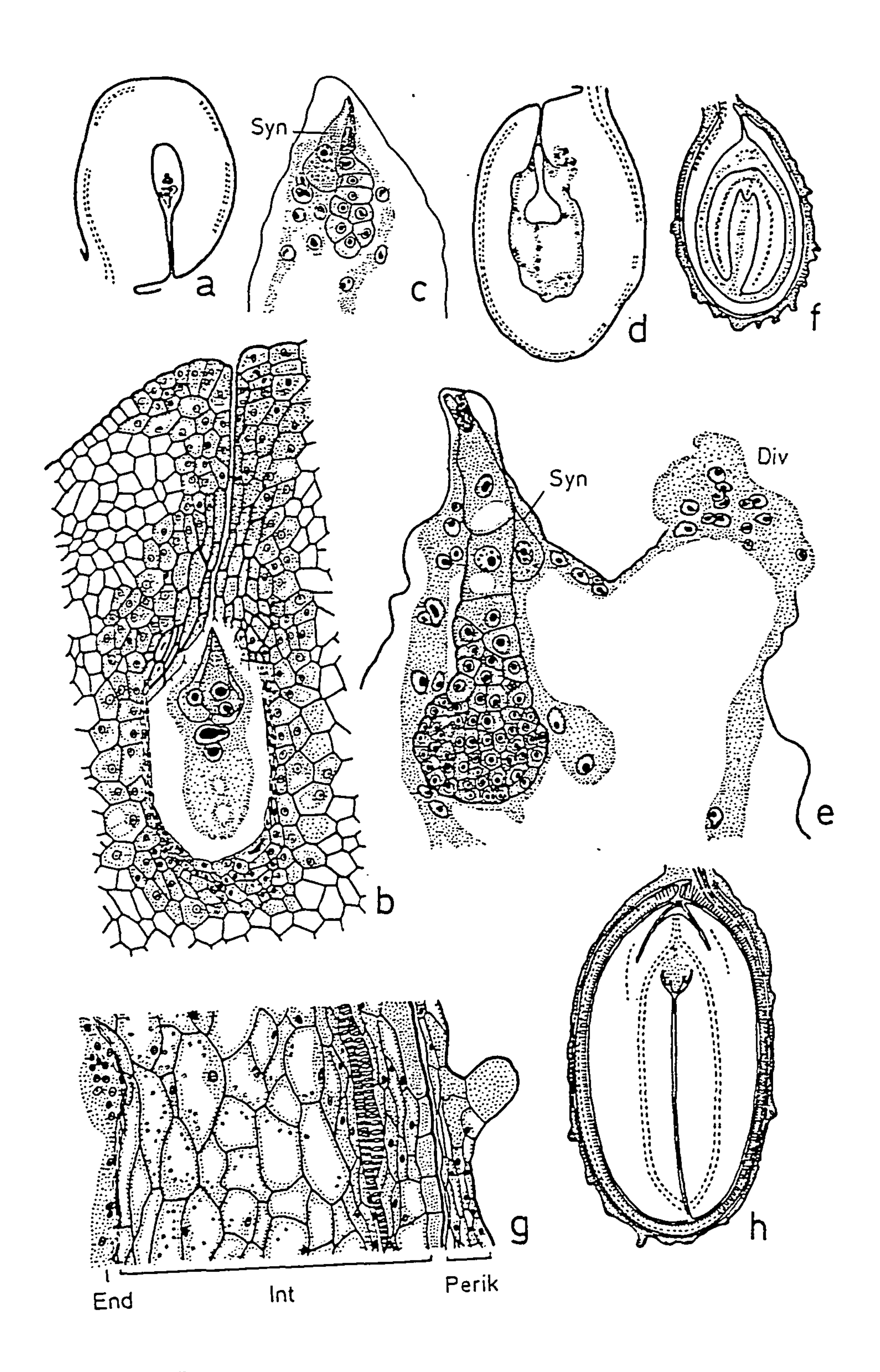


Fig.3. *Limnanthaceae. Floerkea proserpinacoides.* a) Samenanlage längs in ihrer natürlichen Stellung; x 49. b) *Mikropylarer Teil der Samenanlage Fig.a mit Embryosack stärker vergrößert; die über dem Eiapparat* liegenden Integumentzellen mit verstärkten Zellwänden, eine Epistase bildend; x 316. c) Mikropylarer Teil eines Embryosackes, neben dem mehrzelligen Embryo die persistierende Synergide (Syn), nukleäres Endosperm; x 259. d) Etwas ältere Samenanlage, Embryosack mit seitlichem Divertikel, ein Integumentgefäß bis in die Mikropylarregion reichend; x 38. e) Mikropylarer Teil eines Embryosackes mit seitlichem Divertikel (Div), nukleärem Endosperm und kugeligem Embryo; neben diesem die persistierende Synergide (Syn) *noch sichtbar;* x 259. f) Ein unreifes Teilfrüchtchen längs; Embryo mit großen Kotyledonen, vom nukleären Endosperm umgeben; außen: Integument (weiß) und Perikarp (punktiert); x 18. g) Wand eines noch unreifen Teilfrüchtchens: Perik = Perikarp, Int = Integument, End = Endosperm; x 308. h) Reifes Teilfrüchtchen längs; große Kotyledonen, basal verlängert und die kurze Radicula umschließend; x 14. Nach MAHESHWARI & JOHRI.

Diese eigenartige und variable Entwicklung des Embryosackes wird meist als "tetraspor" bezeichnet; tatsächlich aber entsteht der Embryosack nur aus den beiden mikropylaren Megasporenkernen. MASON (1951) faßt ihn daher als "bisporisch" auf ("Limnanthes-Typus"). Die chalazalen Kerne (Antipoden) sind stets unbedeutend.

Der befruchtungsreife Embryosack grenzt direkt an das Integument, dessen innere Epidermis aber nie zu einem Integumenttapetum ausgebildet wird; jedoch weist eine Gruppe von Integumentzellen, die in der Mikropylarregion nahe dem Embryosack liegt, verdickte Wände auf (Epistase) (Fig. 3 b).

Die Synergiden fallen ganz besonders bei *Limnanthes douglasii* (Fig. 2 a) auf (bei *L. stricta* und *Floerkea* ist dies in geringerem Maße der Fall), und zwar durch ihre Größe, den hypertrophierten Kern, den dichten zytoplasmatischen Inhalt und durch das Fehlen einer Vakuole. Sie sind geschnäbelt und ihre Spitzen stark lichtbrechend. Die überlebende Synergide ist noch lange nach der Befruchtung neben dem jungen Embryo zu sehen (Fig. 2 b, 3 c).

Die beiden Polkerne liegen unmittelbar beim Eiapparat und verschmelzen vermutlich erst bei der Befruchtung (Fig. 2 a, 3 b).

Die ein bis höchstens (und nur in seltenen Fällen) drei chalazalen Kerne (Antipoden) sind im befruchtungsreifen Embryosack meist vollständig degeneriert. Antipodenzellen werden daher in der Regel nicht gebildet. Nur ganz ausnahmsweise - und zwar in 6 von insgesamt 414 Embryosäcken - sah EYSEL (1937) bei *Limnanthes douglasii* Antipodenzellen; er sieht darin eine Bestätigung von HOFMEISTERs diesbezüglicher Angabe, die wiederholt für unrichtig gehalten wurde.

Befruchtung. Porogam, doppelte Befruchtung.

Endosperm. Nukleär. Bei *Limnanthes* werden mehr als 500 freie Kerne, bei *Floerkea* sicher 780 Kerne gebildet. Zellbildung tritt nie ein. Bei *Floerkea* wird, nachdem die Endospermentwicklung bereits begonnen hat, im mikropylaren Teil des Embryosackes ein haustoriumartiger Auswuchs (Divertikel) gebildet, und zwar auf der der Raphe zugewendeten Seite (Fig. 3 d, e). Dieser wächst in das Integumentgewebe hinein und enthält 30-35 Kerne. In älteren Stadien tritt dieses Divertikel nicht mehr deutlich hervor, da inzwischen das Integumentgewebe rings um den Embryosack bereits aufgelöst wurde.

Embryo. Die Zygote teilt sich durch eine Querwand in eine apikale und eine basale Zelle. Erstere kann sich bei *Limnanthes douglasii* durch eine Längs- oder Schrägwand, bei *Floerkea* vermutlich durch eine Querwand teilen. Jedenfalls scheinen die ersten proembryonalen Teilungen nicht streng fixiert zu sein; die Verfasser geben auch keinen Entwicklungstypus an.

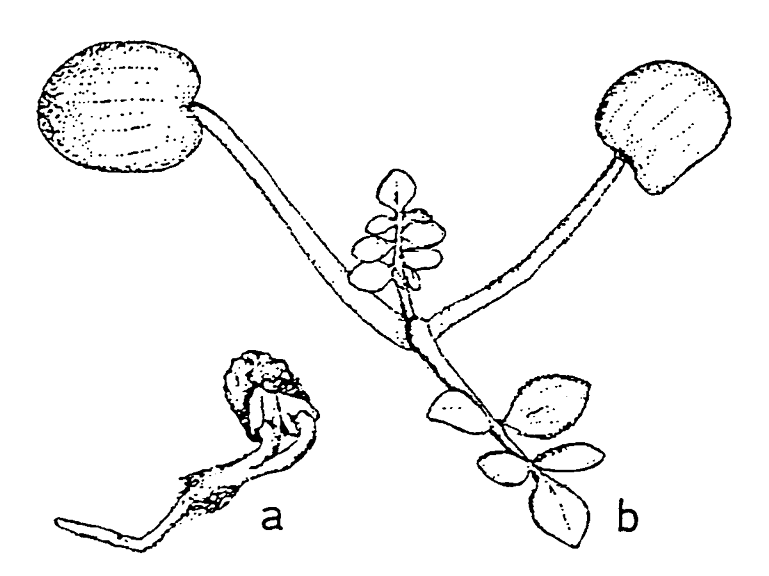


Fig.4. *Limnanthes douglasii*. a) Keimender Samen. b) Keimpflanze. x 2.75. Nach EYSEL.

Der Suspensor besteht aus einer einfachen Zellreihe (Fig. 2 b, 3 e), deren Länge "sehr verschieden" sein kann (EYSEL); bei *Limnanthes douglasii* besteht er aus mindestens 6 Zellen, bei *Floerkea* aus 3-4, mitunter auch aus 6-9 Zellen.

Bei beiden Gattungen wächst der Embryo in den Hohlraum des Embryosackes, der nur nukleäres Endosperm, nie aber Endospermgewebe enthält (Fig. 3 f). Der reife Embryo nimmt zuletzt den ganzen Innenraum des Samens ein. Er besteht aus 2 großen, dicken Kotyledonen und einem sehr kurzen Würzelchen. Bei *Floerkea* weist die Plumula bereits zwei Paare kleiner Blattanlagen auf (Fig. 3 h). Nach MARTIN (1946) gehört der reife Embryo von *Floerkea* seinem "Investing-type" an (bei diesem wird die kurze Radicula von der Basis der großen Kotyledonen verdeckt bzw. umschlossen). Für diesen Typus sprechen auch die Figuren und die Beschreibung bei MAHESHWARI & JOHRI (1956) (basale "forked extensions" der Kotyledonen "on either side of the radicle") und der Längsschnitt durch den reifen Embryo von *Limnanthes douglasii* bei SCHOLZ (1964, S. 247, Fig. 96 E). Im Einklang mit diesem Typus steht auch der herzförmige Grund der rundlichen Kotyledonen an den Keimlingen von *Limnanthes douglasii* (Fig. 4 a, b) (LUBCOCK, 1892 S. 310; EYSEL, S. 24; HOFMANN & LUDEWIG, S. 403). Die Kotyledonen sind bei dieser Art die einzigen ungeteilten, ganzrandigen Blätter an den Pflanzen; sie ergrünen und haben auffallend lange Stiele (Fig. 4 b), die etwa zweimal so lang sind wie ihre Spreiten.

Samenschale. Sie geht aus dem einzigen Integument hervor, das zur Zeit der Befruchtung aus etwa 14-16 (-20) Schichten besteht (s.o.). Die inneren Schichten gehen allmählich zugrunde, die äußeren füllen sich mit Stärke, mit Ausnahme der Epidermis und Subepidermis. Diese beiden letzteren Schichten werden bei *Floerkea* "slightly thickwalled" (MAHESHWARI & JOHRI), und der Inhalt ihrer Zellen ist dunkel gefärbt. Bei *Limnanthes* sind zuletzt noch 4-5 Schichten erhalten, bei *Floerkea* auch mehr (Fig. 3 g). Die Samenschale haftet am Perikarp.

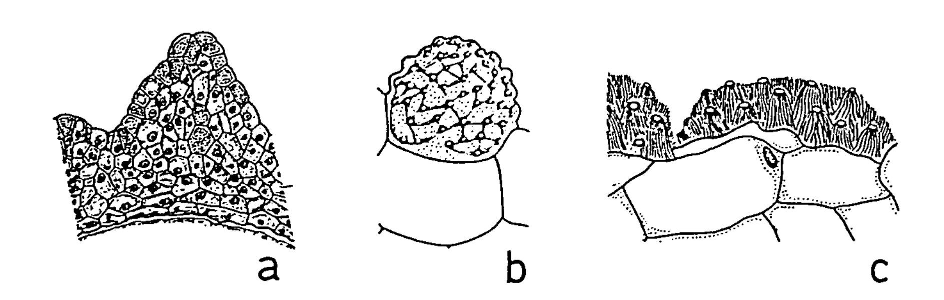


Fig.5. *Limnanthaceae.* a,b) *Limnanthes douglasii*, nach MATHUR. c) *Floerkea proserpinacoides*, nach MAHESHWARI & JOHRI. a) Perikarp-Auswuchs; x 344. b,c) Epidermiszellen des Perikarps mit eigenartigen Verdickungen an der äußeren Wand; x 563 bzw. x 515.

Perikarp. In jungen Stadien besteht die Wand der Karpelle bei beiden Gattungen aus etwa 5-7 Zellschichten. Durch lokales Wachstum an zahlreichen Stellen entstehen vielzellige Auswüchse (Fig. 5 a), so daß die Oberfläche des Perikarps ein ganz "uneven appearance" erhält (Fig. 3 f, h). Nach MASON (1952) ist die Oberfläche der Nüßchen bei *Limnanthes floccosa* var. *floccosa* "prominently tuberculate", bei *L. macounii* sogar mit "broad spiny tubercles at the tip" versehen. (Vgl. auch HAUPTLI et al. 1978).

Die Zellen der Epidermis und Hypodermis sind bei beiden Gattungen dickwandig und enthalten mitunter auch Tannin. Außerdem aber beobachteten MAHESHWARI & JOHRI (1956) bei *Floerkea* "as in *Limnanthes* (MATHUR 1956)", daß "the outer tangential wall of the epidermis develops numerous pyramidal thickenings which gives the pericarp a specific pattern" (Fig. 5 b, c).

2. Die Embryologie und das Perikarp der *Boraginaceae* s.str.

Literatur-Zusammenfassungen: BREWBAKER 1967 (Poll.); CRÉTÉ 1963 (Emb.); DAVIS 1966; JOHANSEN 1950 (Emb.); SCHNARF 1931 (umfassend), 1939 (Poll.); SOUÈGES & CRÉTÉ 1952 (Emb.); VERESHCHAGINA 1987; WUNDERLICH 1954 (Anth.tap.), 1959 (End.).

Spezielle Literatur: BRIECHLE & HILGER 1988 (*Microparacaryum* Emb.); CRÉTÉ 1950 (*Anchusa* Emb.), 1951 (*Alkanna* Emb.), 1953 (*Eritrichum* Emb.), 1955 (*Cynoglossum* Emb.), 1959 (*Pulmonaria* Emb.); DAHLGREN 1922, S. 81 (*Borago* End.); DUFAU 1961 (*Symphytum* Poll.); FATHIMA 1967 (*Trichodesma*); FULVIO 1966, 1981 (*Plagiobothrys*); GEITLER 1936 (*Myosotis* Poll.); GRAU 1981 (*Cryptantha* Kotyl.); GUIGNARD 1882 (*Borago*), 1893 (*Borago* End., Emb.; 12 weitere Gattungen Sam.); HANUMANTHA RAO & PRAKASA RAO 1980 (*Anchusa*), 1989 (*Rochelia* End.); HARTL 1963 (Anth.); HEGELMAIER 1886 (*Anchusa*, *Borago*, *Symphytum* End.); HILGER 1981 a, b (*Cynoglossum*, *Mattiastrum*, *Paracaryum*, *Rindera*, Sa.sch., Perik.), 1984 (*Rochelia* Perik.), 1985 (14 Gattungen Perik.), 1986 (*Mattiastrum* Perik.); HILGER & RICHTER 1982 (*Paracaryum* Perik.); HOFMEISTER 1858 (*Borago*, *Cynoglossum*, *Pulmonaria*); HUYNH 1972 a, b (*Onosma* Poll.); JOSHI & VIJAS 1984 (*Cynoglossum* Int., Perik.); JUNELL 1938 (*Harpagonella*, *Rochelia* Sa.anl.); KHALEEL 1974 (*Cynoglossum*), 1977 (*Trichodesma*); KHANNA 1964 a (*Trichodesma*), 1964 b (*Mertensia*); KÜHN 1927 (7 Gattungen Int.gef.); LEBEGUE 1962 (*Borago* Emb.); LUBCOCK 1892 (*Amsinckia* u. a.; Kotyl.); MAŁECKA 1975 (*Echium* End.), 1977 (*Lithospermum* End.), 1981 a (*Cerinthe*, *Echium*, *Lithospermum*, *Lycopsis* End.), 1981 b (*Cerinthe*); MARTIN 1946 (17 Gattungen Sam.); MASCRÉ 1922 (7 Gattungen Anth.tap.); MILLSAPS 1940 (*Cynoglossum*); NAGARAJ & FATHIMA 1968 (*Adelocaryum*); PITOT 1937 (*Symphytum*); RAO B.H. & RAO 1983 (*Lycopsis* Emb.); SCHNARF 1937 (13 Gattungen Poll.); SEIBERT 1978 (*Lithospermum*; zahlreiche Gattungen Sa.sch., Perik.); SHIRATO et al. 1987 (*Symphytum* Poll.); SOUÈGES 1921 a, b, 1923 (*Myosotis* Emb.), 1938 a (*Lycopsis* Emb.), 1938 b (*Echium* Emb.), 1941 (*Symphytum* Emb.), 1950 a (*Lithospermum* Emb.), 1950 b (*Cerinthe* Emb.), 1951 (*Onosma* Emb.), 1952 (*Lithospermum* Emb.), 1958 a (*Omphalodes* Emb.), 1958 b (*Echinospermum* Emb.); STREY 1931 (19 Gattungen Anth.tap.); SVENSSON 1925 (*Amsinckia*, *Anchusa*, *Asperugo*, *Borago*, *Cerinthe*, *Cynoglossum*, *Echium*, *Krynitzkya*, *Lappula*, *Lindelofia*, *Lithospermum*, *Lycopsis*, *Myosotis*, *Nonea*, *Omphalodes*, *Onosma*, *Pulmonaria*, *Solenanthus*, *Symphytum*); TATINTSEVA 1981 (*Onosma*, *Lappula* Poll.), 1983 (*Onosma* Poll.); TEPPNER 1974 (*Onosma*); TOKĆ 1976 (*Cynoglossum* End., Emb.); VERESHCHAGINA 1971 (*Echium* Poll.), 1976, 1978 a, b, 1979 (*Echium*), 1983 (*Pulmonaria*); VERESHCHAGINA & ERMISHINA 1973 (*Echium* Poll.); VESQUE 1878 (*Borago*, *Nonea*, *Symphytum*), 1879 (*Trachystemon*); VOYTENKO & OPARINA 1987 (*Lappula*, *Heterocaryum* Sa.sch., Perik.); WARMING 1873 (*Symphytum* Poll.), 1878 (*Symphytum* Sa.anl.); WELLER & ORNDUFF 1977 (*Amsinckia* Poll.); YAKOVLEV & ZHUKOVA 1980 (13 Gattungen; Emb. ohne Chlorophyll); YAMAZAKI 1974, S. 265 (*Trigonotis* Emb.).

Die *Boraginaceae* s.str., die ganz allgemein als eine systematisch einheitliche Gruppe gelten, lassen nach SCHNARF (1931, S. 194) keine engeren Beziehungen zu einer anderen Gruppe der *Tubiflorae* (sensu WETTSTEIN) erkennen und machen embryologisch den Eindruck, ziemlich isoliert zu stehen.

Anthere und Pollen. Die vierschichtige Antherenwand entsteht nach dem Dikotylen-Typus (KHALEEL 1977; MASCRÉ 1922). Die Zellen des Sekretionstapetums sind entweder nur einkernig (vor allem bei den *Cynoglosseae*) oder zwei- bis mehrkernig (bei *Anchusa sempervirens* sogar bis 10-kernig). MASCRÉ (1922) beobachtete durchwegs zweikernige Zellen, die später infolge von Kernverschmelzungen sekundär einkernig werden. (Vgl. auch WUNDERLICH 1954.) In der Anthere kommt es nie zur Ausbildung eines Plazentoids (HARTL 1963). Eine Differenzierung in ein äußeres und ein inneres Tapetum wurde nie beobachtet.

Die Pollenmutterzellen sind in Querschnitten durch die Anthere in jedem der vier Pollensäcke in größerer Zahl vorhanden; die Teilung der Pollenmutterzellen erfolgt durch simultane Cytokinese. Nach GEITLER (1936) zeigen die Mikrosporen von *Myosotis*-Arten noch vor der Lösung aus dem Tetradenverband eine äquatoriale Einschnürung. Diese ist auch an den jungen Mikrosporen von *Pulmonaria mollissima* zu sehen (VERESHCHAGINA 1987, S. 212, Fig. 3).

Die generative Zelle von *Onosma helvetica* (HUYNH 1972 a) entsteht in bezug auf die Mikrosporentetrade proximal, das ist im inneren, schmäleren Ende des heteropolaren Pollenkornes.

Das reife Pollenkorn ist fast durchwegs 3-zellig: BREWBAKER (1967) gibt 16 Gattungen an (vgl. auch SCHNARF 1937, 1939); dazu kommen noch *Adelocaryum coelestinum* (NAGARAJ

& FATHIMA 1968), *Lappula barbata*, *Onosma dichroanthum* (TATINTSEVA 1981, 1983) und *Mertensia paniculata* (KHANNA 1964 b). Dagegen fand KHANNA (1964 b) bei *Mertensia platyphylla* (die sich auch pollenmorphologisch von *M. paniculata* unterscheidet; s.S.??) nur 2-zellige Pollenkörner. Auch für *Trichodesma zeylanicum* (FATHIMA 1967; KHALEEL 1977), *T. indicum* (KHALEEL 1977) und *T. amplexicaule* (KHANNA 1964 a) werden 2-zellige Pollenkörner angegeben. Eine Prüfung an Herbarmaterial des Botanischen Institutes der Universität Wien ergab 2- und 3-zellige Pollenkörner bei *Trichodesma stocksii* (Acqu. J. Nr. 1659), jedoch 3-zellige bei *T. incanum* (= *molle* DC) WETTST. (Acqu. J. Nr. 176).

Samenanlage. Jedes der beiden Karpelle des Fruchtknotens enthält zwei Samenanlagen, wird aber in zwei Klausen geteilt, so daß in jeder Klause nur eine Samenanlage vorhanden ist. Form und Orientierung der Samenanlagen sind nach SVENSSON (1925, S. 58, 59) sehr unterschiedlich und oft schwer zu beschreiben; unterschiedlich ist auch die Länge der Mikropyle (die für gewöhnlich mehr oder weniger nach oben gerichtet ist) und die Länge des Funiculus. *Cerinthe*, *Onosma* und *Echium* haben "bemerkenswert lange Funiculi". Bei den *Cynoglosseae* sind die Samenanlagen "anatrop, epitrop und liegend, die Mikropyle senkrecht gegen die Blütenachse gerichtet", bei den *Anchuseae* meist "hemianatrop und hemitrop", bei *Pulmonaria* und *Nonea* jedoch fast "orthotrop"; FULVIO (1966) beschreibt die Samenanlage von *Plagiobothrys* (*Eritricheae*) als "anacampylotrop" usw. Eine Ausnahme unter den *Boraginaceae* s.str. bildet nach JUNELL (1938) *Harpagonella*. Bei dieser ist die Samenanlage basal, anatrop und die Mikropyle nach unten gerichtet.

Das einzige Integument wird übereinstimmend als "massiv" bezeichnet. Es ist zu Beginn seiner Entwicklung etwa 4-schichtig und wird noch vor der Befruchtung 10-15-schichtig (SVENSSON 1925, S. 60), bei *Cynoglossum denticulatum* sogar 18-19-schichtig (KHALEEL 1974). Die innere Epidermis wird nie zu einem Integumenttapetum differenziert. - Bei den meisten Arten verlaufen im Integument 3-7, auch mehr Äste des in der Chalaza sich verzweigenden, funikularen Gefäßbündels (Fig. 6 a, b). Diesbezügliche Angaben liegen für Vertreter fast aller Tribus vor: *Cynoglosseae* (*Trichodesma*, *Cynoglossum*, *Lindelofia*), *Eritricheae* (*Plagiobothrys*), *Anchuseae* (*Symphytum*, *Borago*, *Anchusa*, *Nonea*, *Pulmonaria*), *Lithospermeae* (*Mertensia*, *Lithospermum*, *Onosma*, *Cerinthe*) und *Echieae* (*Echium*). (Vgl. SVENSSON 1925; KÜHN 1927; CORNER 1976; FULVIO 1966; KHANNA 1964 a, b; KHALEEL 1974.)

Die Samenanlage ist annähernd tenuinuzellat. Eine Deckzelle fehlt, doch kann die Megasporenmutterzelle seitlich noch durch eine Zellschichte von der Nuzellusepidermis getrennt sein. Während der Embryosackentwicklung wird aber der Nuzellus vollständig aufgebraucht. Eine Hypostase um den chalazalen Teil des Embryosackes wurde wiederholt beobachtet.

Weibliches Archespor. Eine (selten 2 oder 3) Archesporzelle, die direkt zur Megasporenmutterzelle wird.

Embryosack. Entwicklung meist nach dem Normal(Polygonum)-Typus; bisporische Entwicklung wird angegeben für *Anchusa officinalis* (SVENSSON 1925; HANUMANTHA RAO & PRAKASA RAO 1980; die letzteren Autoren beobachteten auch die Tendenz zur Bildung aposporer Embryosäcke aus Zellen des Integumentes), ferner für *Lycopsis arvensis* (SVENSSON 1925) und gelegentlich bei *Cynoglossum amabile* (MILLSAPS 1940); vermutlich auch bei *Onosma albo-roseum* (TEPPNER 1974, Fig. 7 b). Bei *Cynoglossum denticulatum* (KHALEEL 1974) entwickelt sich der Embryosack nach dem Normaltypus; es zeigen aber mitunter Zellen im chalazalen Bereich unterhalb des Nuzellus die Tendenz zur Bildung aposporer Embryosäcke.

Der befruchtungsreife Embryosack grenzt direkt an das innere Integument. Er ist bei *Myosotis* besonders kurz (hier fehlt auch die zentrale Vakuole), bei den übrigen *Boraginaceae* s.str. verbreitert er sich früher oder später und wird häufig mehr oder weniger kugelig. Bei den *Anchuseae* wird ein breiter, stets gegen den Funikulus zu gerichteter, seitlicher Auswuchs (ein sogenanntes "Divertikel"; Fig. 10 a, b) gebildet (*Anchusa*, *Borago*, *Lycopsis*, *Nonea*, *Pulmonaria*, *Symphytum*, *Trachystemon*; vgl. SVENSSON 1925, S. 88 usf., und die dort angeführte Literatur; PITOT 1937).

Die Synergiden sind stets gut (Fig. 6 c), wenn auch recht unterschiedlich ausgebildet (mit

oder ohne Vakuole; meist ohne, selten mit Fadenapparat usw.; vgl. SVENSSON S. 79 usf.). Sie erreichen bei einigen Gattungen eine bedeutende Größe; insbesondere kann die nach der Befruchtung persistierende Synergide auffallend hypertrophieren (Fig. 10 a, d, e), wie bei *Lycopsis arvensis* (MAŁECKA 1981 a: Synergidenkern tetraploid), *Nonea rosea*, *N. lutea*, *N. nigricans* (SVENSSON 1925), *Pulmonaria mollissima* (VERESHCHAGINA 1983, Fig. 1/6, 2/4), *Cerinthe minor* (MAŁECKA 1981 b: Synergidenkern bis 8n mit polytänen Chromosomen). Auch bei *Echium creticum* (SVENSSON 1925) und *E. amoenum* (VERESHCHAGINA 1978 a) sind die Synergidenkerne größer als der Eikern.

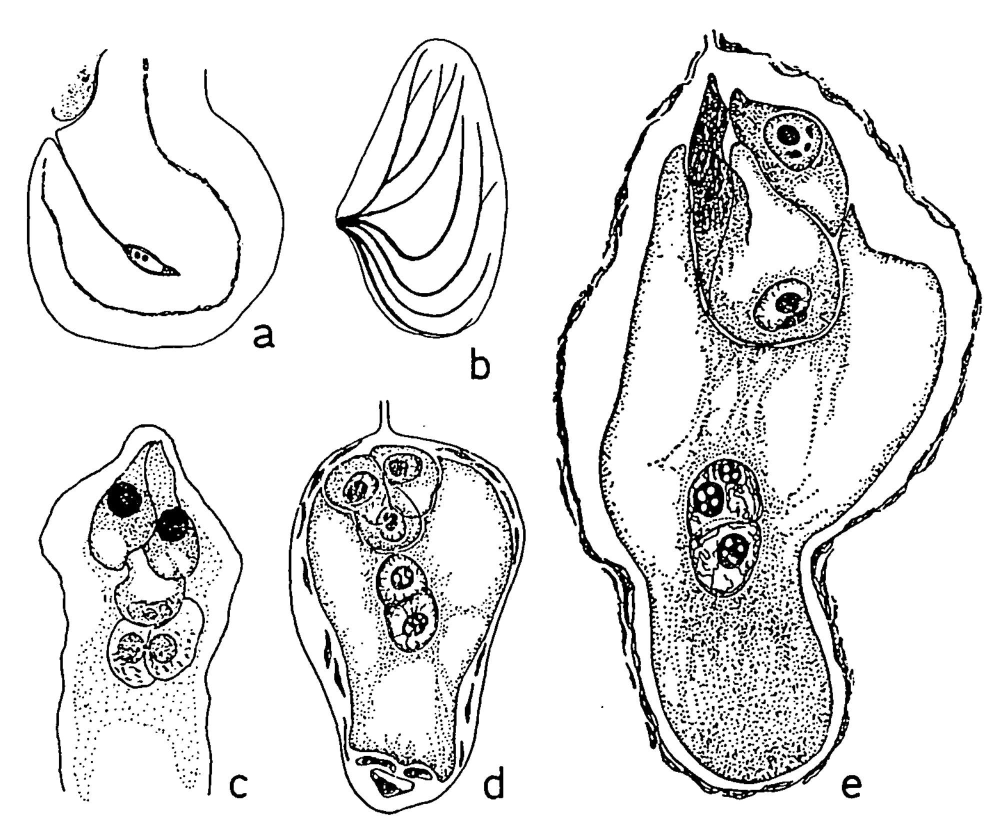


Fig.6. *Boraginaceae* s.str. a) *Mertensia platyphylla*. Samenanlage, ein Integumentgefäß bis fast zum Ausgang der Mikropyle reichend; x 26, nach KHANNA 1964 b. b) *Nonea rosea*. Samenanlage mit verzweigten Integumentgefäßen; x 18, nach SVENSSON. c) *Cynoglossum officinale*. Eiapparat und beide Polkerne; x 160, nach TOKĆ. *Pulmonaria mollissima*. Junger Embryosack; x 440, nach VERESHCHAGINA 1983. e) *Pulmonaria obscura*. Embryosack zur Zeit der doppelten Befruchtung; x 440, nach VERESHCHAGINA 1983.

Die Polkerne liegen im befruchtungsreifen Embryosack meist in der Nähe des Eiapparates (Fig. 6 c,d). Sie verschmelzen in der Regel erst bei der Befruchtung (Fig.6 e), selten schon vorher wie bei *Plagiobothrys* (FULVIO 1966) und *Echium vulgare* (VERESHCHAGINA 1976; bei *E. russicum* dagegen erst bei der Befruchtung).

Die Antipoden sind durchwegs unbedeutend und vergänglich. Nur ausnahmsweise beobachtete KHANNA (1964 b) bei *Mertensia platyphylla* 6 kleine Antipoden.

Befruchtung. Porogamie, doppelte Befruchtung.

Endosperm. Zellulär, intermediär und nukleär; diese Mannigfaltigkeit in der Entwicklung (insbesondere hinsichtlich der verschiedenen Varianten bei intermediärem Endosperm) innerhalb einer systematisch einheitlichen Angiospermen-Gruppe wurde sonst kaum beobachtet.

A) Zelluläres Endosperm wurde bisher nur bei *Myosotis arvensis* festgestellt, dürfte aber auch bei anderen *Myosotis*-Arten vorkommen (Fig. 7 a, b). Die Wand der ersten Endospermteilung verläuft längs oder etwas schräg; jede der beiden Tochterzellen wird durch eine Längswand geteilt; erst bei der dritten Teilung werden Querwände gebildet.

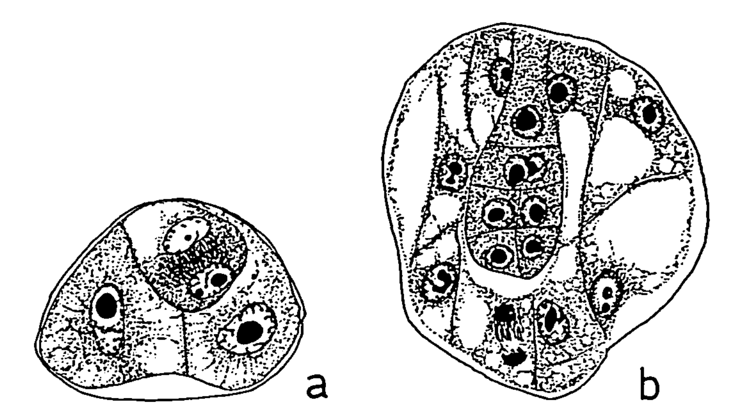


Fig.7. *Boraginaceae* s.str. Zelluläres Endosperm bei *Myosotis*. a) *M.silvatica*. Von den durch vier Längswände getrennten Endospermzellen sind nur zwei zu sehen; Zygote in Teilung; x 530. b) *M.micrantha*. Embryo und Endosperm vielzellig; x 135. Nach SVENSSON.

B) Intermediäres Endosperm. Als "intermediär" werden die folgenden Typen SVENSSONs nur von WUNDERLICH (1959) bezeichnet. SVENSSON selbst - und weitgehend folgen ihm darin auch SCHNARF (1931) und VERESHCHAGINA (1987) - rechnet diese Typen als "Modifikationen" teils zum zellulären Endosperm (seinen "Echium-Typus"), teils zum nukleären (seinen "Lycopsis-Typus"); "ob man den "Lappula-Typus" als 'zellulär' oder 'nukleär' betrachten will", sei eine "'Geschmackssache'" (SVENSSON, S. 122).

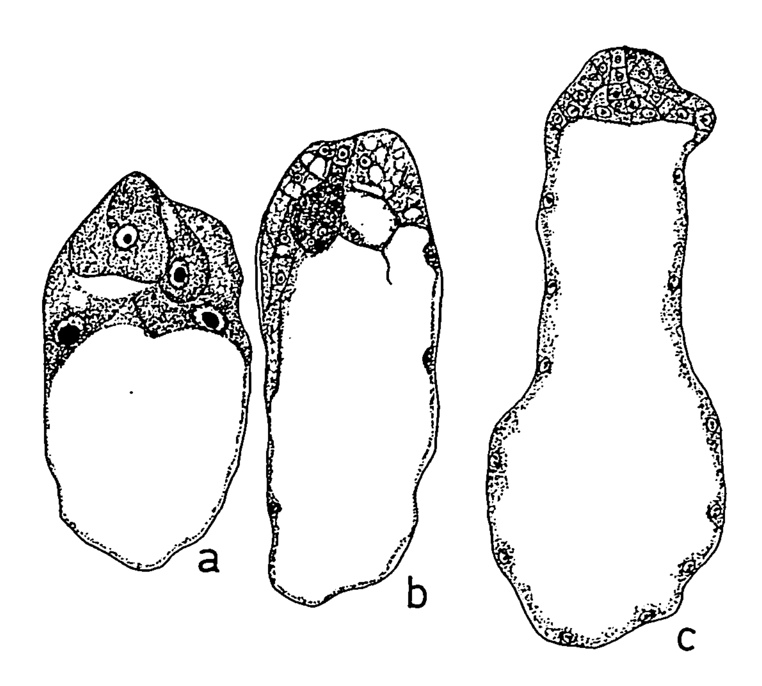


Fig.8. *Boraginaceae* s.str. Intermediäres Endosperm ("Lappula-Typus" nach SVENSSON). a,b) *Lappula echinata*. a) Embryosack mit Zygote, persistierender Synergide und vier mikropylaren Endospermzellen (nur zwei Zellen sichtbar); x 450. b) Etwas älteres Stadium; um den Embryo Endospermzellen, sonst freie Endospermkerne; x 170. c) *Solenanthus apenninus*. Um den Embryo Endospermzellen, sonst freie Endospermkerne; x 225. Nach SVENSSON.

a) "Lappula-Typus" (Fig. 8 a-c): Bei den zwei ersten Endospermteilungen werden Längswände gebildet, die aufeinander senkrecht stehen und nur bis zur großen zentralen Vakuole reichen; diese vier Endospermzellen bleiben also hier "offen". In der Folge entsteht

um die Zygote (bzw. um den Embryo) Endospermgewebe, jedoch rings um die große zentrale Vakuole liegen freie Kerne.

Dieser Typus findet sich nach SVENSSON bei *Lappula echinata*, *Asperugo procumbens* und *Krynitzkya barbigera*, nach FULVIO (1966, 1981) auch bei *Plagiobothrys tenellus*. SVENSSON (1925, S. 124) vermutet ihn bei *Amsinckia intermedia*, *Omphalodes linifolia*, *O. verna*, *Lindelofia longiflora*, *Solenanthus apenninus* und *Cynoglossum officinale*. Bei der letzteren Art jedoch sah TOKĆ (1976) nach der ersten Endospermteilung zwei freie Kerne und nach der zweiten Teilung eine Querwand nahe der Zygote. Die mikropylare Kammer entwickelt sich weiter zellulär, die große chalazale Kammer aber nukleär. Bei *Cynoglossum denticulatum* hingegen beobachtete KHALEEL (1974) schon bei der ersten Endospermteilung eine Querwand nahe der Zygote und erst bei der zweiten Teilung in jeder Tochterzelle eine Längs- oder Schrägwand. In ähnlicher Weise dürfte sich auch das Endosperm von *Rochelia stylaris* entwickeln (HANUMANTHA RAO & PRAKASA RAO 1989). Bei *Cynoglossum amabile* (MILLSAPS 1940) wird das Endosperm angeblich überhaupt nukleär gebildet (s.u.).

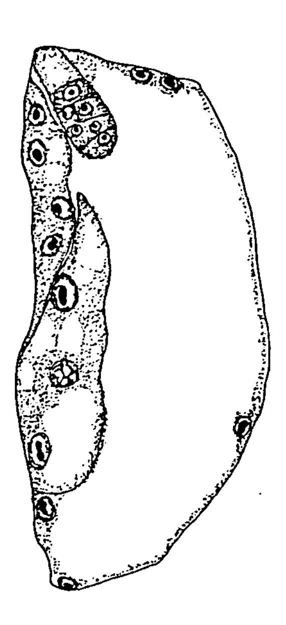


Fig.9. *Boraginaceae* s.str. Intermediäres Endosperm ("Echium-Typus" nach SVENSSON). *Echium plantagineum*. Embryosack mit zwei großen, seitlichen, mehrkernigen Endospermzellen; x 260. Nach SVENSSON.

b) Der "Echium-Typus" (Fig. 9) findet sich bei *E. plantagineum* (SVENSSON 1925, S. 115), *E. amoenum* (VERESHCHAGINA 1979) und bei *E. vulgare* (MAŁECKA 1975). Bei der ersten Endospermteilung wird eine Schrägwand in unmittelbarer Nähe der Zygote gebildet. In der größeren zentralen Zelle finden nur Kernteilungen statt. Die kleinere, seitlich gegen die Raphe gelegene Zelle teilt sich in zwei Zellen, die sich vergrößern und 4-10-kernig werden. VERESHCHAGINA (1976), die ebenfalls *Echium vulgare* untersuchte, sah nur e i n e kleinere seitliche Zelle mit mindestens 8 polyploiden Kernen. Diese Entwicklung kommt einem helobialen Endosperm sehr nahe.

Bei *Echium russicum* (VERESHCHAGINA 1976, 1983) werden bei den ersten Teilungen des Endosperms überhaupt keine Wände gebildet, das Endosperm entwickelt sich hier also nukleär.

c) "Lycopsis-Typus" (Fig. 10 a - e). Nach SVENSSON findet bei *Lycopsis arvensis* die erste Endospermteilung im seitlichen Auswuchs des Embryosackes statt (Fig. 10 b), aber ohne Wandbildung. Erst nach der zweiten Teilung trennt eine Plasmahaut eine kleinere, zweikernige "laterale" Kammer von einer größeren, ebenfalls zweikernigen "zentralen" Kammer ab (Fig. 10 c). Die laterale Kammer wird 4(bisweilen 6-8)-zellig. Jede dieser Zellen vergrößert sich stark und enthält einen einzigen hypertrophierten Kern. In der zentralen Kammer entsteht eine größere Anzahl freier Kerne.

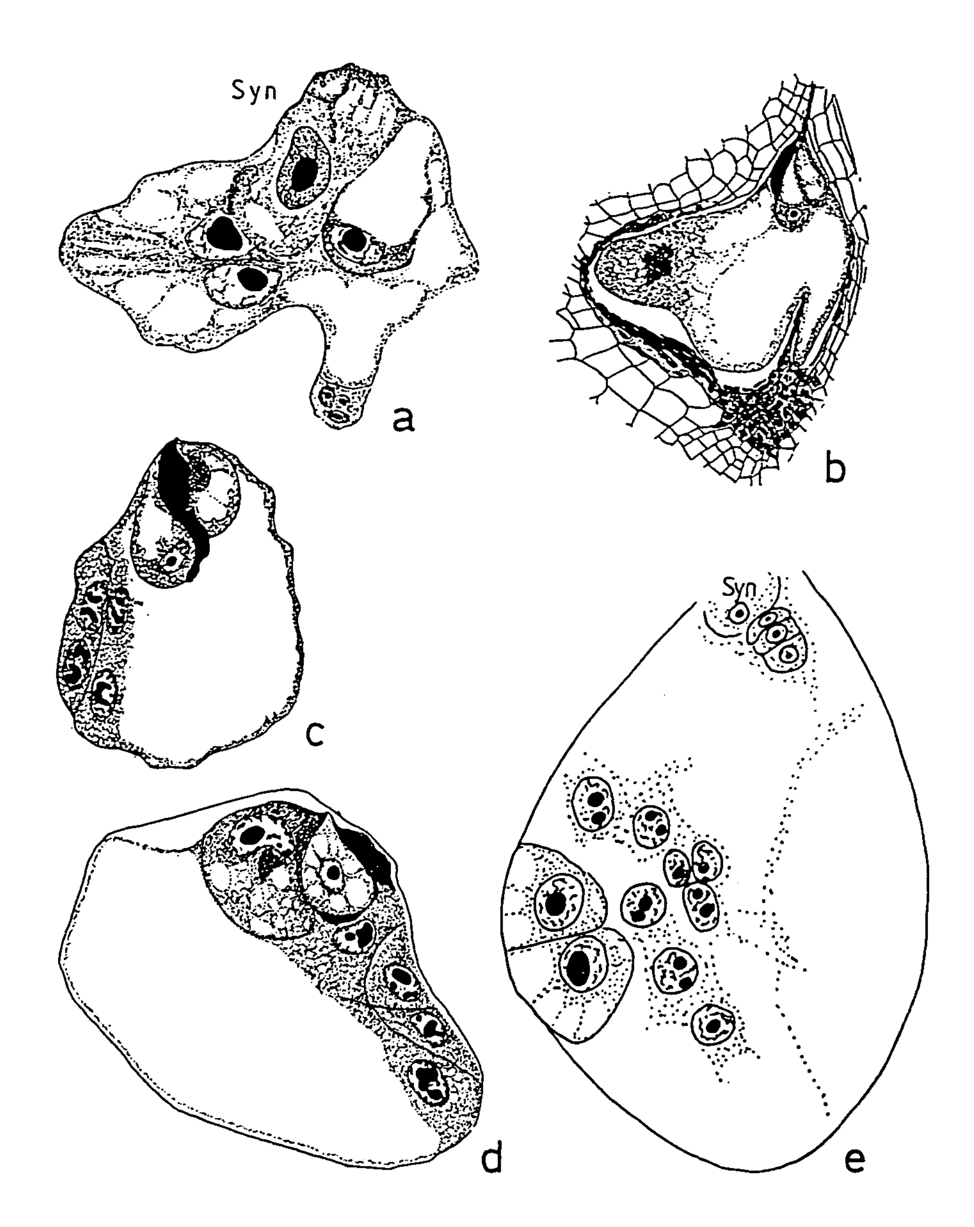


Fig.10. *Boraginaceae* s.str. Intermediäres Endosperm ("Lycopsis-Typus" nach SVENSSON). a) *Lycopsis arvensis*. Befruchtungsreifer Embryosack mit großem, seitlichem Divertikel; die beiden Polkerne bei der großen Synergide (Syn); im basalen Teil Reste der degenerierten Antipoden; x 500. b) *Symphytum officinale*. Embryosack von Integumentgewebe umgeben; im seitlichen Divertikel erste Endospermteilung; x 225. c) *Lycopsis arvensis*. Embryosack mit einer zweikernigen, seilichen Endospermzelle, im zentralen Teil zwei freie Kerne; x 320. d) *Nonea nigricans*. Von den vier großen, seitlichen Endospermzellen nur zwei sichtbar; von den freien Endospermkernen im zentralen Teil nur zwei im Bilde; links von der Zygote die große, persistierende Synergide; x 320. e) *Cerinthe minor*. Embryosack mit zwei großen, seitlichen Endospermzellen und 8 freien Endospermkernen im zentralen Teil; neben dem Proembryo die große, persistierende Synergide; x 450. Fig. a-d nach SVENSSON; Fig. e nach MAŁECKA 1981 b.

In der gleichen Weise entwickelt sich auch das Endosperm bei *Cerinthe major*, *Lithospermum officinale* (SVENSSON 1925, S. 111), vielleicht auch bei *L. arvense* (MAŁECKA 1981 a). SVENSSON (S. 105) vermutet diesen Typus auch bei denjenigen Arten, wo gleichfalls ein sehr auffallendes laterales Endosperm (vgl. Fig. 10 d, e) differenziert wird, das von älteren Autoren (ROSANOFF 1866; LÖTSCHER 1905) irrtümlich für große Antipoden gehalten wurde. Es findet sich bei *Nonea rosea*, *N. lutea*, *N. nigricans*, *Anchusa officinalis*, *A. sempervirens*, *A. italica*, *Symphytum officinale*, *S. "uplandicum"*, *Cerinthe alpina*, *Pulmonaria officinalis*, *P. mollissima*.

VERESHCHAGINA (1983) sah aber bei der letzteren Art und bei *Pulmonaria obscura* bereits nach der ersten Endospermteilung zwei durch eine Wand getrennte Zellen. Die kleine, lateral gelegene Zelle teilt sich weiter in 4 Zellen mit je einem großen, polyploiden Kern. In

der großen zentralen Zelle finden zunächst nur Kernteilungen statt. Die Entwicklung ist also ähnlich einem helobialen Endosperm. Bei *Cerinthe minor* beobachtete MAŁECKA (1981 a, b) ebenfalls bereits nach der ersten Endospermteilung eine Wand zwischen den beiden Kernen.

C) Nukleäres Endosperm ("Borago-Typus" sensu SVENSSON) (Fig. 11 a, b) wurde beobachtet bei *Trichodesma amplexicaule* (KHANNA 1964 a), *T. indicum* (KHALEEL 1977), *T. zeylanicum* (FATHIMA 1967; KHALEEL 1977), *Borago officinalis*, *Onosma echioides* (SVENSSON 1925) und *Mertensia platyphylla* (bei letzterer werden aber nur 6-8 freie Kerne gebildet; KHANNA 1964 b); ferner wird - wie schon oben erwähnt - nukleäres Endosperm auch für *Cynoglossum amabile* (MILLSAPS 1940) und *Echium russicum* (VERESHCHAGINA 1976) angegeben, während sich bei anderen Arten dieser beiden Gattungen das Endosperm intermediär entwickelt.

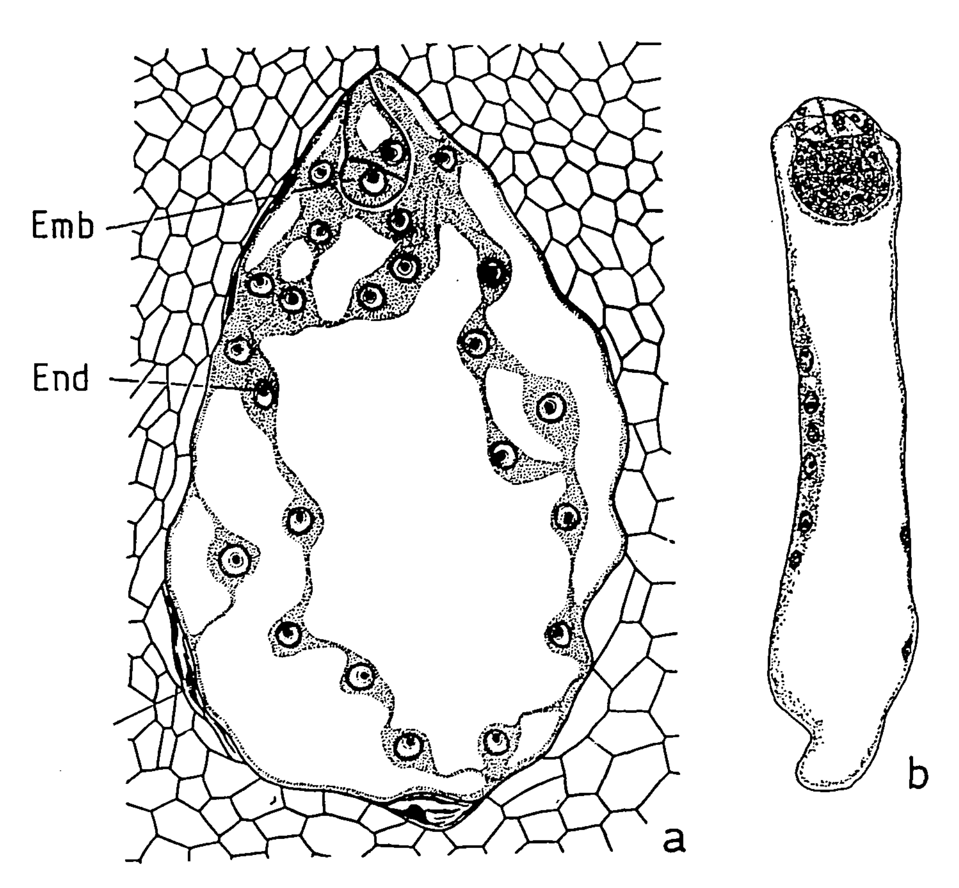


Fig.11. *Boraginaceae* s.str. Nukleäres Endosperm. a) *Trichodesma zeylanicum*. Embryosack mit freien Endospermkernen (End) und zweizelligem Proembryo (Emb), umgeben von Integumentgewebe; x 230, nach KHALEEL 1977. b) *Onosma echioides*. Embryosack mit freien Endospermkernen und vielzelligem Embryo; x 170, nach SVENSSON.

Die bisherigen Angaben über die Entwicklung des Endosperms lassen darauf schließen, daß die verschiedenen Typen SVENSSONs nur eine begrenzte systematische Bedeutung haben. Sie spiegeln aber die große Variationsbreite der Endospermentwicklung der *Boraginaceae* s.str. wider.

Zeitpunkt und Umfang der Bildung von Endospermgewebe bei intermediärer und nukleärer Endospermentwicklung. Der Zeitpunkt, wann die Zellbildung im nukleären Endosperm bzw. in der nukleären zentralen Kammer bei intermediärer Endospermentwicklung einsetzt, ist sehr unterschiedlich. Ebenso unterschiedlich ist auch der Umfang der Bildung von Endospermgewebe.

Bei *Mertensia* platyphylla (nukleäres Endosperm; s.o.) setzt die Zellbildung bereits nach 6-8 freien Kernen ein und der Embryosack wird schon sehr früh vollständig mit Endospermgewebe ausgefüllt (Fig. 12 b).

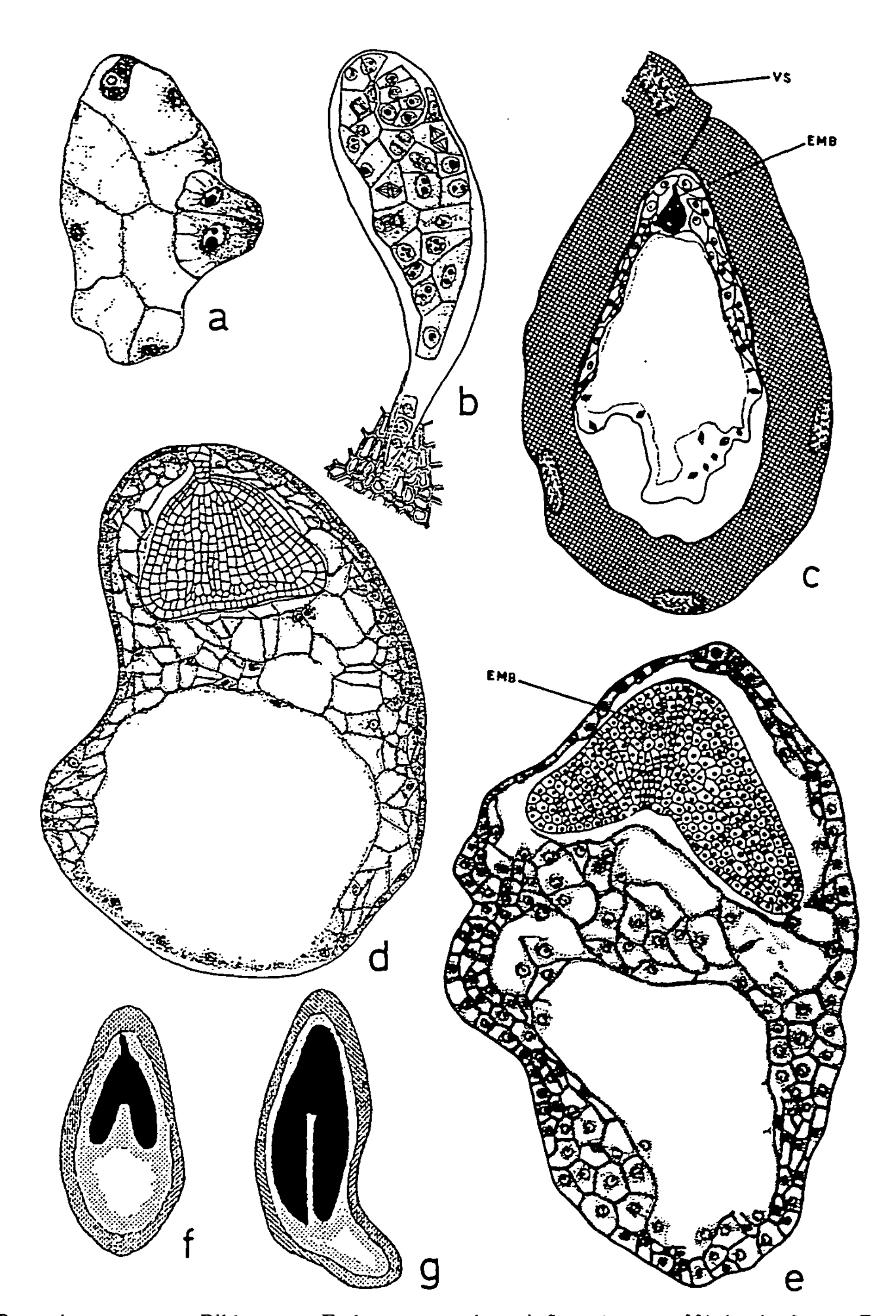


Fig.12. *Boraginaceae* s.str. Bildung von Endospermgewebe. a) *Symphytum officinale*. Junger Embryosack von Endospermgewebe ausgefüllt; x 85, nach SVENSSON. b) *Mertensia platyphylla*. Embryosack von Endospermgewebe ausgefüllt; x 217, nach KHANNA 1964 b. c,e) *Cynoglossum denticulatum*, nach KHALEEL 1974. c) Samenanlage; Endospermgewebe auf den mikropylaren Teil des Embryosackes beschränkt; großer zentraler Hohlraum, im chalazalen Teil freie Endospermkerne; x 135. e) Fortgeschrittenes Stadium; Endospermgewebe füllt den zentralen Hohlraum noch vollständig aus; x 135. d) *Asperugo procumbens*. Embryo und Endospermgewebe in einem fortgeschrittenen Stadium, aber ein zentraler Hohlraum noch vorhanden; x 135, nach SVENSSON. f,g) *Plagiobothrys tenellus*, nach FULVIO 1966. f) Unreifer, g) fast reifer Samen; Endospermgewebe noch nicht geschlossen; x 45. - Emb = Embryo, vs = Gefäßbündel.

Auch bei *Symphytum officinale* (mit vermutlich intermediärem Endosperm) ist der Embryosack schon in einem frühen Stadium von nur wenigen großen Endospermzellen ausgefüllt (Fig. 12 a). Bei *Lappula*, *Anchusa* und *Lycopsis* wird das ganze zentrale Endosperm gleichfalls früh zellulär. Obgleich bei *Cynoglossum denticulatum* (intermediäres Endosperm) die Zellbildung im zentralen Endosperm schon in einem frühen Embryostadium beginnt, ist in einem bereits weit fortgeschrittenen Stadium noch ein großer Hohlraum (bzw. Vakuole) vorhanden (vgl. Fig.12 c mit 12 e).

Ein (noch vorhandener) großer Hohlraum im basalen Teil des Endosperms fällt wiederholt auf (Fig. 12 d). Er kann sogar noch vorhanden sein, wenn die Kotyledonen eine mitunter schon beachtliche Länge erreicht haben (Fig. 12 f, g) Das Vorkommen eines Hohlraumes scheint in diesen Fällen unabhängig davon zu sein, ob sich das Endosperm intermediär oder nukleär entwickelt, wie z.B. bei : *Asperugo procumbens* (intermediär), *Plagiobothrys tenellus* (intermediär), *Trichodesma zeylanicum* (nukleär).

Nach SVENSSON (S.114) wird "bei *Nonea*, *Pulmonaria* und *Cerinthe* nur eine dünne periphere Gewebeschichte im zentralen Endosperm" gebildet; für die *Nonea*-Arten gibt er (S. 106) eigens an, daß "der zentrale Endospermraum ..... nicht vollständig von Endospermgewebe gefüllt" wird. Die gleiche Beobachtung machte auch SEIBERT (1978. S. 17) bei *Lithospermum officinale*, und SVENSSON (S. 118) hält dies auch bei *Echium plantagineum* für "wahrscheinlich".

Bei *Borago officinalis* (nukleär; SVENSSON S. 99, 100) "tritt Zellbildung im Endosperm sehr spät auf, und ..... der Embryosack wird nie von einem geschlossenen Endospermgewebe gefüllt. .... Der Embryo wächst indes schnell und füllt allmählich die Embryosackhöhle aus". (Vgl. auch GUIGNARD 1893).

Im reifen Samen ist das Endosperm stets nahezu vollkommen aufgebraucht, und zwar unabhängig davon, ob es sich zellulär, intermediär oder nukleär entwickelt. Nur eine einzige Endospermschichte persistiert z.B. bei *Borago officinalis* (GUIGNARD 1893), *Cynoglossum amabile* (MILLSAPS 1940) und zahlreichen weiteren Gattungen und Arten (SEIBERT 1978), zwei Endospermschichten sind bei *Mertensia platyphylla* und *M. paniculata* noch vorhanden (KHANNA 1964 b). Nach KHALEEL (1977) fehlt das Endosperm im reifen Samen von *Trichodesma indicum* und *T. zeylanicum*. Auch MARTIN (1946) gibt die Samen der von ihm untersuchten *Boraginaceae* s.str. als endospermlos an.

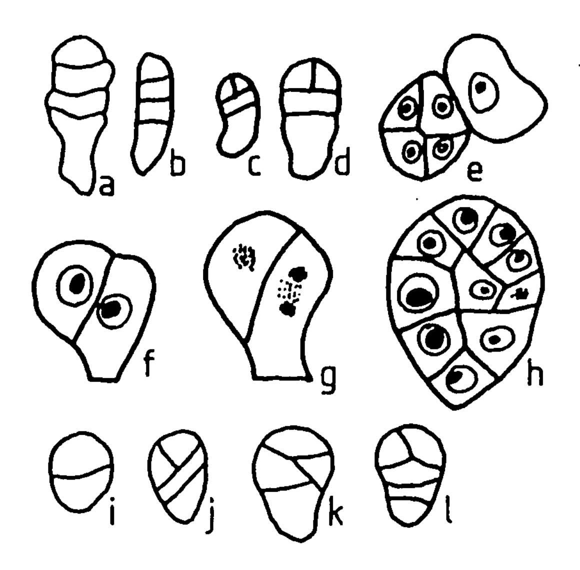


Fig.13. *Boraginaceae* s.str. Erste Stadien der Embryoentwicklung. a,b) Lineare proembryonale Tetraden. a) *Mikroparacaryum intermedium*; x 520. b) *Echium vulgare*; x 300. c,d) T-förmige proembryonale Tetraden. c) *Cerinthe minor*; x 290. d) *Trichodesma zeylanicum*; x 150. e) Kugelförmiger Proembryo von *Pulmonaria mollissima*, rechts die persistierende Synergide; x 460. f-h) *Borago officinalis*: Unregelmäßige proembryonale Entwicklung. f,g) Zweizelliger Proembryo; x 400. h) Mehrzelliger Proembryo; x 530. i-l) *Symphytum officinale*: Verschiedene proembryonale Tetraden; x 250. Fig. a nach BRIECHLE & HILGER; b,c,i-l nach SOUÈGES 1938 b, 1950 b, 1941; d nach KHALEEL 1977; e nach VERESHCHAGINA 1983; f-h nach SVENSSON.

Embryo. SVENSSON (1925, S. 127) fiel auf, daß die Embryoentwicklung innerhalb der *Boraginaceae* s.str. "recht verschieden" ist, was CRÉTÉ (1963, S. 211-214) ganz besonders betont. Letzterer stützt sich hauptsächlich auf seine eigenen Untersuchungen und auf die von SOUÈGES. (Vgl. auch die Zusammenstellung bei BRIECHLE & HILGER 1988.)

Die Zygote verlängert sich nie in auffallender Weise vor ihrer Teilung. Die beiden ersten Teilungen der Zygote können in verschiedenen Richtungen (quer, schräg, längs) verlaufen, so daß verschiedene proembryonale Tetraden entstehen können: lineare (Fig. 13 a, b), T-förmige (Fig. 13 c, d), kugelförmige (Fig. 13 e) und unregelmäßige (Fig. 13 g, j, k). Die

Embryoentwicklung wird von CRÉTÉ gemäß dem System von SOUÈGES der ersten Periode, und zwar den Megarchetypen II, III und V (und in diesen wieder - je nach der Ausbildung der Tetrade - den Serien A, B oder C) zugeordnet. In der Literatur werden wiederholt , der Einteilung nach JOHANSEN (1950) folgend, der Astern-Typus (FATHIMA 1967; KHALEEL 1977; KHANNA 1964 a, b; RAO B.H. & RAO 1983) und auch der Chenopodium-Typus (FULVIO 1966; KHALEEL 1974) angegeben.

Die Embryoentwicklung kann auch innerhalb einer Gattung variieren, wie bei *Cynoglossum*, *Echium* und *Trigonotis* (YAMAZAKI 1974, S. 265), und sogar innerhalb einer Art, wie bei *Symphytum officinale* (Fig. 13 i -l).

Ein typischer Suspensor fehlt bei *Borago officinalis* (Fig. 13 h), *Lycopsis arvensis* (SVENSSON, S. 127, 128) und *Alkanna lutea* (CRÉTÉ 1951). Er ist auch bei den übrigen untersuchten *Boraginaceae* s.str. stets kurz und unbedeutend (Fig. 12 d). Meistens besteht er nur aus einer Zellreihe, seltener aus zwei oder mehr Zellreihen (Fig.11 b) oder einem massiven Gewebekörper (SVENSSON 1925, S. 128).

Zunächst "wächst der Embryo zu einem großen, kugelförmigen Körper heran, noch ehe die Kotyledonen-Anlagen sichtbar werden" (SVENSSON S. 128) (Fig. 12 d).

Der reife, chlorophyllfreie Embryo füllt den Samen - abgesehen von höchstens ein bis zwei unbedeutenden Endospermschichten (s.o.) - vollständig aus. Alle Angaben stimmen darin überein, daß die Radicula sehr kurz ist (GÜRKE 1897; BRAND 1921, 1931; GUIGNARD 1893; LUBCOCK 1892; WETTSTEIN 1935, Abb. 596/10; MILLSAPS 1940; u.a.). Die Kotyledonen sind meist ei- oder kreisförmig und können "rather fleshy" sein (LUBCOCK). MARTIN (1946), der 17 Gattungen und über 50 Arten der *Boraginaceae* s.str. untersucht hat, fand bei "a few genera", die er leider nicht namentlich anführt, den "Investing-type" (bei dem die Radicula von den "overlapping cotyledons" eingeschlossen wird).

In seltenen Fällen sind die Kotyledonen geteilt, so in der Gattung *Amsinckia* (BRAND 1921, S. 3, 4; LUBCOCK 1892, Fig. 537) und bei *Cryptantha*-Arten aus der Sektion *Geocarya* (GRAU 1981, Fig.3). Es sei weiter vermerkt (was BRAND 1931, S. 3, eigens erwähnt), daß an den Keimlingen von *Caccinia*, *Cynoglossum officinale* und *Solenanthus apenninus* die Kotyledonen gestielt sind. Bei den beiden letzteren Arten sind die Stiele sogar länger als die fast kreisrunden Spreiten.

Die Samenschale liegt der Fruchtwand eng an. SEIBERT (1978) betont ihre "Einheitlichkeit im ganzen Bereich der *Boraginoideae*". Von dem vielschichtigen Integument (Fig. 14 a) bleiben die Epidermis und einige darunterliegende, mehr oder weniger (häufig vollständig) zusammengedrückte Zellschichten erhalten (Fig. 14 b; auch in 14 d, e). Die Epidermiszellen sind entweder dünnwandig oder mit etwas stärkeren Außen- und Innenwänden versehen.[1] Nach NETOLITZKY (1926, S. 276) "antwortet" ihr Inhalt auf "Tannoide". Auch bei *Trichodesma indicum* und *T. zeylanicum* sind die Epidermiszellen "tanniniferous" (KHALEEL 1977).

Das Perikarp. Die junge Karpellwand ist nach übereinstimmenden Angaben stets etwa sechsschichtig. Die Zahl der Schichten kann vermehrt werden, sie kann aber auch (zumindest stellenweise) die gleiche bleiben; so ist z.B. "das Perikarp von *Mattiastrum reuteri*, *Paracaryum medium* und *Rindera lanata* an den dünnsten Stellen (Diskuswand) sechsschichtig" (HILGER 1981 a, b). Während des Reifens erfolgt die Differenzierung des Perikarps (vgl. SEIBERT 1978; HILGER 1981 a, b, 1984; KHALEEL 1974, 1977; ROTH 1977). Die Zellwände der äußeren Epidermis (als Epi- oder Exokarp bezeichnet) sind meistens in verschiedener Weise mehr oder weniger verdickt. In vielen Fällen sind die Radialwände miteinander verzahnt (Fig. 14 d, e). Bei den typischen Vertretern der *Lithospermeae* wird auch die subepidermale Schichte sklerenchymatisiert, jedoch die inneren Schichten der Fruchtwand kollabieren. Bei den Vertretern der anderen Tribus werden alle Schichten des Mesokarps mehr oder weniger zusammengedrückt, nur bei den *Cynoglosseae* und *Eritricheae* bleibt die innere Epidermis (das Endokarp) erhalten und ihre Zellwände sind U-förmig verdickt (Fig. 14 d).

---

[1] Nur KHANNA (1964 b) beschreibt U-förmig verdickte Wände der Epidermis der Samenschale von *Mertensia platyphylla* ("the thickening is confined to the inner tangential and radial walls only"). Es ist jedoch zu vermuten, daß diese Schichte nicht die Epidermis der Samenschale ist, sondern das einschichtige Endokarp, dessen Zellwände bei den *Cynoglosseae* und *Eritricheae* U-förmig verdickt sind (vgl. Fig. 14 d).

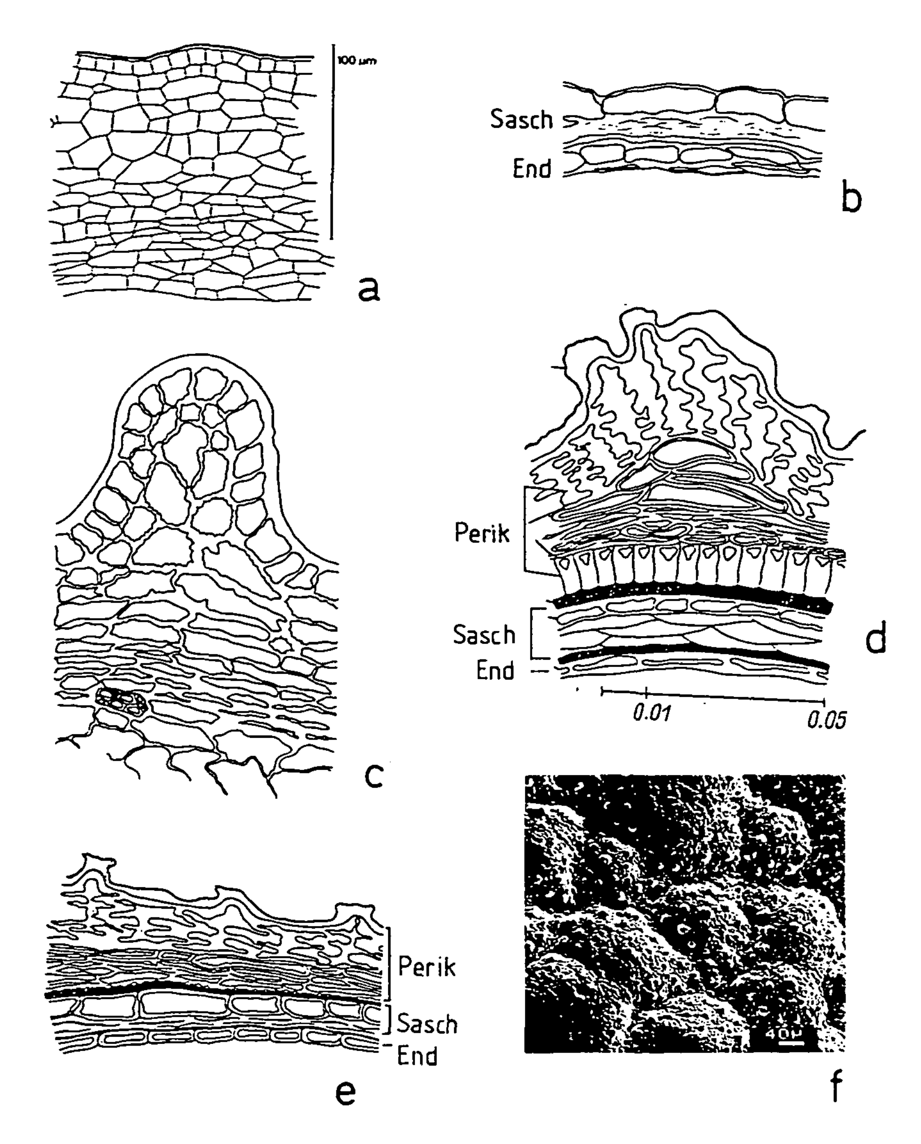


Fig.14. *Boraginaceae* s.str. a) *Cynoglossum officinale.* Vielschichtiges Integument; x 250, nach HILGER 1981 b. b) *Lithospermum officinale.* Samenschale mit angrenzender Endospermschichte; x 300, nach SEIBERT. c) *Alkanna calliensis.* Mehrzelliger Auswuchs des Perikarps; x 300, nach SEIBERT. d) *Heterocaryum subsessile.* Perikarp, Samenschale, Endosperm; nach VOYTENKO & OPARINA 1987. e) *Lappula barbata.* Perikarp, Samenschale, Endosperm; nach VOYTENKO & OPARINA 1987. f) *Asperugo procumbens.* SEM-Aufnahme von Epidermiszellen einer reifen Klause; die vorgewölbten Außenwände mit eigenartigen Strukturen; nach HILGER 1985. (Perik = Perikarp; Sasch = Samenschale; End = Endosperm.)

Abgesehen von den außerordentlich verschiedenen Formen der Klausen und zusätzlichen Bildungen (wie Berandungen, Flügel, Elaiosome etc.), ist auch deren Oberfläche sehr verschieden: glatt und glänzend oder matt, rauh- oder feinwarzig, runzelig, oft auch mit Haaren oder "Glochidien" (s.u.) besetzt (HEGI 1927; BRAND 1931). Unebenheiten und Auswüchse der Perikarpoberfläche können auf verschiedene Weise entstehen, so durch lokale Zellvermehrung (Fig. 14 c) oder durch ungleichmäßige radiale Streckung der Epidermiszellen (Fig. 14 d). Mehrzellige Emergenzen, die an ihrer Spitze Hakenzellen tragen, werden als "Glochidien" bezeichnet. Sie gehen auf lokale Teilungen subepidermaler Zellen zurück (HILGER 1985, vgl. auch 1984, 1986; HILGER & RICHTER 1982). Bei *Rochelia* entsteht jede Glochidie als kleiner Höcker "aus einem einzigen Meristemoid" (HILGER 1984).

Von Interesse sind auch die Mikroskulpturierungen an der Außenwand der Epidermis, die der Perikarpoberfläche ein besonderes Aussehen geben können, z.B. wie "beperlt" bei *Paracaryum intermedium* (HILGER & RICHTER 1982), ähnlich auch bei *Asperugo procumbens* (Fig. 14 f). Die Außenwand der Epidermis zeigt bei dieser und anderen Arten (HILGER 1984, 1985, 1986) kleine Vorsprünge (von HILGER als "Protuberanzen" bezeichnet), die abgerundet, gezackt, auch etwas in die Länge gezogen und an ihrem Ende verzweigt sein können. Auch bei *Cynoglossum denticulatum* (KHALEEL 1974) sind ähnliche Vorsprünge ("spinescent papillae") an der Epidermis-Außenwand vorhanden (vgl. auch die Fig. 14 e von

Lappula). Bei *Trichodesma*-Arten sind diese außerdem "mit zahlreichen kleinen Warzen besetzt" (HILGER 1985). Ferner finden sich "Mikropapillen" an den Hakenzellen der Glochidien von *Mattiastrum* (HILGER 1986).

3. Einige embryologische Merkmale und das Perikarp der *Limnanthaceae* verglichen mit den *Boraginaceae* s.str.

Die *Limnanthaceae* und die *Boraginaceae* s.str. weisen eine Reihe gemeinsamer embryologischer Merkmale auf (vgl. auch Tab. 1). Abgesehen von den grundlegenden, für alle Vertreter beider Familien gemeinsamen embryologischen Merkmalen, muß bei einem Vergleich auch die ganze, z.T. sehr große Variationsbreite einiger embryologischer Merkmale innerhalb der *Boraginaceae* s.str. (wie insbesondere die der Endospermentwicklung) in Betracht gezogen werden.

In den **Antheren** beider Familien wird kein Plazentoid und kein inneres Tapetum gebildet. Die Pollenmutterzellen teilen sich durch simultane Cytokinese. In beiden Familien ist an jungen Mikrosporen eine äquatoriale Einschnürung und Heteropolarität erkennbar.

Der Unterschied in der Zahl der Zellen im reifen Pollenkorn (bei den *Limnanthaceae* zweizellig, bei den *Boraginaceae* s.str. in der Regel dreizellig) scheint durch das Vorkommen zweizelliger Pollenkörner bei einzelnen Arten der *Boraginaceae* s.str. an Bedeutung zu verlieren.

Der Bau der **Samenanlagen** stimmt bei beiden Familien in allen Einzelheiten überein: tenuinuzellat, keine Deckzellenbildung, ein einziges vielschichtiges Integument, keine Differenzierung eines Integumenttapetums, aber verzweigte Integumentgefäße vorhanden.

Der **Embryosack** der *Limnanthaceae* wird zwar in der Literatur meist als "tetraspor" angegeben; die eigenartige Entwicklung entspricht aber eher einem bisporen, da nur zwei Megasporenkerne an der Bildung des Embryosackes beteiligt sind. Bispore Embryosackentwicklung kommt auch bei einigen *Boraginaceae* s.str. vor. Außerdem wäre die eigenartige Embryosackentwicklung der *Limnanthaceae* kein ausschlaggebender Grund, Beziehungen zu den *Boraginaceae* s.str. auszuschließen; denn mono-, bi- und tetraspore Embryosackentwicklung wurde im Bereich der Angiospermen nicht nur innerhalb von Familien (z.B. *Euphorbiaceae*, *Compositae*, *Liliaceae* u.a.), sondern sogar innerhalb von Gattungen (z.B. *Euphorbia*, *Scilla* u.a.) festgestellt. Die Embryosackentwicklung hat daher nur eine begrenzte systematische Bedeutung.

Die Ausgestaltung des fertigen Embryosackes weist bei beiden Familien gemeinsame Züge auf, die z.T. - wenn auch nicht für alle - zumindest für einige Vertreter in beiden Familien charakteristisch und auffällig sind: Die Synergiden sind stets gut ausgebildet. Bei einigen Arten vergrößern sie sich sogar bedeutend und eine Synergide persistiert nach der Befruchtung lange, wie bei *Limnanthes douglasii* und einigen *Boraginaceae* s.str. (*Lycopsis*, *Nonea*, *Pulmonaria* u.a.). Die Polkerne verschmelzen spät oder erst bei der Befruchtung. Die Antipoden sind stets unbedeutend. Sowohl bei den *Anchuseae* als auch bei *Floerkea* bildet der Embryosack ein seitliches, gegen die Raphe zu gerichtetes Divertikel, bei ersteren schon vor, bei letzterer erst nach der Befruchtung.

Die **Endospermentwicklung** innerhalb der *Boraginaceae* s.str. zeigt sehr auffallende Varianten, nicht nur, was die verschiedenen Typen (zellulär, intermediär und nukleär) betrifft, sondern auch hinsichtlich der Tendenz, die Bildung von Endospermgewebe während der Samenentwicklung mehr oder weniger einzuschränken. So werden bei *Borago*, deren Endosperm von Beginn an sich nukleär entwickelt, nur wenige periphere Schichten von Endospermgewebe gebildet; im Embryosack verbleibt daher auch in späteren Stadien ein großer Hohlraum, der allmählich vom wachsenden Embryo ausgefüllt wird. Diese Entwicklung kommt also der der *Limnanthaceae* ganz nahe. In dieser Familie unterbleibt nämlich die Bildung von Endospermgewebe überhaupt; dies kann als eine weitere Variante (Stufe) der Endospermentwicklung im Vergleich zu der der *Boraginaceae* s.str. angesehen werden. Im reifen Samen der *Limnanthaceae* fehlt daher das Endospermgewebe vollständig,

während bei den *Boraginaceae* s.str. noch ein bis zwei Endospermschichten vorhanden sein können.

Sowohl bei den *Limnanthaceae* als auch bei den *Boraginaceae* s.str. sind die jungen Stadien der **Embryoentwicklung** nicht streng fixiert, und es zeigt sich in beiden Familien diesbezüglich eine auffallende Variabilität. Umso bemerkenswerter aber ist es, daß trotzdem der reife Embryo bei allen untersuchten Vertretern beider Familien weitgehend gleich gestaltet ist. Er füllt nahezu oder vollständig den ganzen Samenraum aus, und die Radicula ist viel kürzer als die großen, mehr oder weniger fleischigen, häufig rundlichen Kotyledonen. Besonders groß ist die Übereinstimmung der *Limnanthaceae* mit denjenigen Gattungen der *Boraginaceae* s.str., deren Embryo ebenso wie der der *Limnanthaceae* dem "Investing-type" MARTINs angehört. An den Keimlingen der *Limnanthaceae* sind die Kotyledonen herzförmig und sehr langgestielt, was auch bei einigen *Boraginaceae* s.str. der Fall ist.

Die **Samenschale** liegt in beiden Familien der Fruchtwand eng an und ist unbedeutend. Sie besteht nur aus der Epidermis und einigen mehr oder weniger zerdrückten subepidermalen Schichten. Die Wände der Epidermiszellen sind bei Vertretern beider Familien nur wenig und ziemlich gleichmäßig verdickt. Mitunter ist der Inhalt der Epidermiszellen dunkel gefärbt (tanninführend).

Auch das **Perikarp** weist in beiden Familien parallele Züge und Tendenzen auf. Die junge Fruchtwand besteht in beiden Familien aus etwa sechs Zellschichten. Die Oberfläche des Perikarps kann in beiden Familien sehr verschieden sein: glatt oder uneben, oder auch mit mehrzelligen Auswüchsen (entstanden durch lokale Zellvermehrung) versehen, u.a.m. Die Wände der äußeren Epidermiszellen (Exokarp) sind in beiden Familien stets verdickt, wenn auch in ganz verschiedener Weise und in verschiedenem Ausmaß. Bei den *Limnanthaceae* und innerhalb der *Boraginaceae* s.str. bei den typischen *Lithospermeae* sind auch die Wände der subepidermalen Zellen verdickt. Von Bedeutung könnten möglicherweise auch die Mikroskulpturierungen an der Außenwand der Epidermiszellen sein, die der Perikarp-Oberfläche ein besonderes Aussehen geben können. Jedenfalls fielen solche Strukturen sowohl bei den *Limnanthaceae* als auch bei den *Boraginaceae* s.str. auf.

IV. Einige nicht embryologische Merkmale der *Limnanthaceae* im Vergleich zu den *Boraginaceae* s.str.

1. Behaarung

Nicht alle *Limnanthes*-Arten sind kahl. MASON (1952) gibt für *L. alba* "glabrous to villous", für *L. floccosa* sogar "glabrous to densely villous" an. Nach RUSSELL (1919) ist *L. versicolor* "probably a hairy form of *L. douglasii*".

Die *Boraginaceae* s.str. sind zwar ganz allgemein durch ihre Behaarung charakterisiert; dennoch kann diese (vgl. GÜRKE 1897; BRAND 1921, 1931) mitunter nur schwach sein (*Myosotidium*) und bei einzelnen Arten einer Gattung auch fehlen (z.B. bei Arten von *Omphalodes* und *Trigonotis*, bei *Lindelofia cerinthoides*, *Rindera ochroleuca*, *Allocarya stricta*, *A. glabra*, *Heterocaryum laevigatum*). In den Gattungen *Mertensia* und *Cerinthe* sind sogar alle Arten kahl.

2. Wurzel

Nach HOFMANN & LUDEWIG (1985) stirbt die Primärwurzel von *Limnanthes douglasii* bald ab und es werden "sproßbürtige" Wurzeln gebildet. In ihrer Tab. 2 geben sie in der Rubrik "Wurzelwerk bei Einjährigen" für *Limnanthes* "sekundär homorrhiz" an,was bei den fünf mit *Limnanthes* verglichenen Familien nur noch bei *Impatiens* zutrifft.

Nach HEGI (S. 2124) besitzen "die meisten *Boragineen* eine kräftige Pfahlwurzel, die aber

ausnahmsweise (z.B. bei *Symphytum* und *Pulmonaria*, bei Arten von *Myosotis*, *Omphalodes* und *Cerinthe*) frühzeitig durch Adventivwurzeln an dem Wurzelstock ersetzt wird". Es ist nicht auszuschließen, daß innerhalb der *Boraginaceae* s.str. auch "sekundär homorrhize Wurzeln" (wie bei *L. douglasii*) vorkommen.

3. Einzelblüten

HOFMANN & LUDEWIG (1985, Tab. 2) geben für *Limnanthes douglasii* folgende Beschreibung: "Blüten einzeln und vorblattlos, in den Achseln von Laubblättern, an Haupt- und Seitenachsen offene, terminale Trauben bildend". Außerdem sind die Blüten langgestielt.

Die Blüten der *Boraginaceae* s.str. stehen zwar in der Regel in einem sogenannten Wickel ("Boragoid"), aber es kommen auch traubenförmige Blütenstände und selten Einzelblüten vor. Nach BRAND (1921, 1931) besitzen folgende Arten Einzelblüten: *Trichodesma angustifolium* (achselständige, langgestielte Blüten); *T. indicum*, *T. uniflorum*; *Pectocarya* (alle Arten); *Omphalodes scorpioides* (achselständige, langgestielte Blüten); *O. aliena*, *O. mexicana* (beide mit langgestielten Blüten); *Mimophytum omphaloides* (langgestielte Blüten); *Cynoglossum latifolium* (langgestielte Blüten); *C. divaricatum*; *Lindelofia cerinthoides* (große, achselständige, langgestielte Blüten); *Havilandia* (achselständige Blüten). Einzelblüten finden sich auch bei einigen neuseeländischen *Myosotis*-Arten (HOOKER 1864).

Nach JOHNSTON (1940 a, S. 59) hat *Zoelleria procumbens*, die der Gattung *Havilandia* sehr ähnlich ist, ebenfalls Einzelblüten. JOHNSTON faßt diese beiden Gattungen nur als Arten von *Trigonotis* auf (s.S. 25), deren Blüten jedoch "borne in terminal racemose cymes".

Bei *Cryptantha* sect. *Geocarya* kommen grundständige Einzelblüten neben achsel- und endständigen Blüten vor (BRAND 1931, S.4, 5).

Die Einzelblüten (neben terminalen, traubigen Blütenständen) der *Limnanthaceae* sind daher kein ausschlaggebender Grund, eine nähere Verwandtschaft mit den *Boraginaceae* s.str. auszuschließen. Sie sind außerdem bei einigen der oben angeführten Arten der *Boraginaceae* s.str. achselständig und langgestielt wie bei den *Limnanthaceae*.

4. Kelch

HOFMANN & LUDEWIG (1985, Tab. 2) vergleichen *Limnanthes douglasii* mit Vertretern von fünf verschiedenen Familien und geben nur für diese Art eine valvate Knospenlage des Kelches an. Bei *Floerkea proserpinacoides* ist jedoch nach MAHESHWARI & JOHRI (1956) die Knospenlage "imbricat".

Eine valvate Knospenlage des Kelches kommt - wenn auch seltener - bei den *Boraginaceae* s.str. vor (GÜRKE 1897, S.72; HEGI 1927, S.2122), und zwar neben offener Knospenlage. Die Arten werden nicht namentlich angegeben. Es ist aber bemerkenswert, daß sowohl bei allen *Boraginaceae* s.str. als auch bei den *Limnanthaceae* der Kelch nach der Blüte bestehen bleibt (bei vielen Arten auch sich vergrößernd) und die reifen Teilfrüchtchen umgibt (HEGI 1927, S. 21, 22; BRAND 1921, 1931). Bei den an sich kleinen Blüten von *Floerkea proserpinacoides* übertrifft der Kelch bereits zur Blütezeit die Kronblätter bedeutend an Länge.

Das Vorkommen von klappiger Knospenlage des Kelches (neben anderen Knospenlagen) und der bis zur Fruchtreife persistierende und sich vergrößernde Kelch sind Merkmale, die sich sowohl bei den *Limnanthaceae* als auch bei den *Boraginaceae* s.str. finden.

5. Blumenkrone

Die Blumenkrone ist in der Knospenlage bei den *Limnanthaceae* rechts gedreht (REICHE 1896; HOFMANN & LUDEWIG 1985).[2]

Bei den *Boraginaceae* s.str. ist die Knospenlage der Blumenkrone zwar meist

---

[2] Wenn HOFMANN & LUDEWIG in ihrer Tab. 2 für *Limnanthes* außerdem "Krone .... bleibend" angeben, kann sich diese Angabe nur auf den Kelch beziehen.

dachziegelig; nach GÜRKE (1897, S. 76) ist sie aber "in wenigen Fällen" auch rechts gedreht, so bei *Myosotis*, *Trichodesma* und *Trigonocaryum*.

Es soll hier nicht darüber hinweggegangen werden, daß die Blumenkrone der *Limnanthaceae* choripetal, die der *Boraginaceae* s.str. aber sympetal ist; jedoch sei darauf hingewiesen, daß die Blumenkronröhre der *Boraginaceae* s.str. sehr verschieden lang sein kann und daß sie bei einigen Vertretern nur sehr kurz und die Blumenkrone radförmig ist, wie z.B. bei *Borago*, *Brachybotrys*, *Harpagonella* (GÜRKE 1897; BRAND 1921). In Anbetracht dieser letzteren Fälle ist die choripetale Blumenkrone der *Limnanthaceae* möglicherweise nur als gradueller Unterschied in dieser Variationsreihe zu werten, so daß zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginaceae* s.str. ein oft als wesentlich angesehener Unterschied an Stichhältigkeit verlieren würde.

6. Gynoeceum und Bildung von Teilfrüchtchen

Sowohl die *Limnanthaceae* als auch die *Boraginaceae* s.str. besitzen einen oberständigen Fruchtknoten und einen verwachsenen, gynobasischen Griffel. In beiden Familien zerfällt die Frucht in einsamige Teilfrüchtchen.

HOFMANN & LUDEWIG (1985, Tab.2) geben für *Limnanthes douglasii*, deren Blüten pentamer sind, 5 episepale Fruchtblätter an. Tatsächlich aber ist die Zahl der Karpelle bei den *Limnanthaceae* nicht auf 5 beschränkt. So finden sich 4 Karpelle in den tetrameren Blüten von *Limnanthes macounii* (ORNDUFF & CROVELLO 1968; u.a.). In den trimeren Blüten von *Floerkea proserpinacoides* sind 3 (nach MAHESHWARI & JOHRI mitunter nur 2) Karpelle vorhanden. Nach RUSSELL (1919) sind jedoch bei dieser Art "usually only 2 carpels well developed, the third being a mere rudiment" und "1 carpel alone usually matures".

EYSEL (1937) beobachtete in seinem Material von *Limnanthes douglasii* häufig Abweichungen. Einerseits waren oft "ein, zwei oder sogar drei Karpelle merklich kleiner", andererseits wiederholt 6 (statt 5), je einmal sogar 7, 8, 9 und 10 Karpelle vorhanden.

Nach HOFMANN & LUDEWIG (1985) zeigt das Gynoeceum von *Limnanthes douglasii* "Merkmale, die den Vergleichsgruppen (*Oxalis*, *Geranium*, *Tropaeolum*, *Impatiens*, *Coriaria*) völlig fehlen". Nach ihren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen sind die Karpelle am Grunde verwachsen, also in diesem Bereich "synkarp". Dies geht bereits aus den sehr instruktiven Abbildungen bei PAYER (1857, Pl. 10, Fig. 24-28) hervor.

Durch sehr ungleiche Wachstumsvorgänge (vor allem durch die starke Aufwölbung des Karpellrückens und das Zurückbleiben des Wachstums im Septal- und Ventralbereich) erscheinen die 5 Karpelle von *Limnanthes douglasii* bald als getrennte, kugelige Gebilde, deren gemeinsamer Griffel in gynobasischer Stellung verbleibt. Der synascidiate Abschnitt ist demnach stark reduziert und die einzige Samenanlage jedes Karpells entsteht zentral basal an der Querzone, wie HOFMANN & LUDEWIG meines Erachtens richtig interpretieren.

Bei den *Limnanthaceae* zerfällt die Frucht bei der Reife je nach der Anzahl der Karpelle in der Regel in 5 bzw. 3 oder 4 Teilfrüchtchen.

Bei den *Boraginaceae* s.str. sind meist nur zwei Karpelle vorhanden. Jedes wird in der Regel durch eine falsche Scheidewand in zwei Klausen geteilt; und zwar bewirken zumeist eigenartige, sehr ungleichmäßige Wachstumsvorgänge ein Aufwölben jedes Karpells zu beiden Seiten des Dorsalmedianus, während das Wachstum im Bereich des Dorsalmedianus und in der Septal- und Ventralregion zurückbleibt, so daß der Griffel in gynobasischer Stellung verbleibt. (Über die Ontogenie, morphologische und terminologische Problematik, Variationsbreite etc. des Gynoeceums und der Frucht der *Boraginaceae* s.str. vgl. HILGER 1985.) Die vier Klausen des Fruchtknotens zeigen sich meist schon vor der Blüte, bei manchen Gattungen aber erst danach.

In jeder Klause befindet sich eine basale Samenanlage, also zwei Samenanlagen in jedem Karpell. Die reife Frucht besteht daher normalerweise aus vier einsamigen Klausen bzw. Teilfrüchtchen. Gar nicht so selten aber abortieren 1-3 Teilfrüchtchen (z.B. bei *Alkanna* nach JOHNSTON 1953 b). "Bei einigen Arten, z.B. bei *Trichodesma angolense*, scheint regelmäßig nur ein Nüßchen zur Ausbildung zu gelangen" (BRAND 1921, S. 10), ebenso auch bei *Trichodesma* sect. *Friedrichsthalia* (nach BRUMMITT 1982, zitiert bei HILGER 1985), *Omphalodes erecta* (JOHNSTON 1935, S. 205), *Moritzia lindenii* (MILLER 1988), zwei neuen *Cystistemon*-Arten (MARTINS 1987) und *Cryptantha flava* (BRENDA 1983; CASPER 1984,1987, 1988). Nach GRAU (1981) gibt es innerhalb der Gattung *Cryptantha* sowohl Arten mit vier Klausen als auch solche mit nur zwei Klausen. Auch bei *Caccinia*, *Macromeria* und

Onosmodium werden nach GÜRKE (1897) meist nur 1-2 Klausen, bei *Suchtelenia calycina* meist nur eine gebildet (BRAND 1921).

Die Angaben über die Reduktion auf zwei Klausen lassen die Frage offen, worauf die Reduktion zurückzuführen ist: bleiben beide Karpelle erhalten und wird in jedem Karpell die zweite Samenanlage reduziert, oder bleibt nur ein Karpell, aber mit b e i d e n Samenanlagen erhalten? Beides scheint innerhalb der *Boraginaceae* s.str. möglich.

Der Fruchtknoten der Gattung *Cerinthe* bildet innerhalb der *Boraginaceae* s.str. eine Ausnahme. Er läßt in der Regel nur zwei Teile erkennen (SEIBERT 1978, S. 110; SVENSSON 1925, S. 56; u.a.) und die Bildung von Klausen unterbleibt. Die Frucht besteht statt aus vier Teilfrüchtchen nur aus zwei, aber je zweifächrigen Nüßchen (Merikarpien) mit einem Samen in jedem Fach (HEGI 1927, S. 2187; u.a.). LHOTSKA (1974) beobachtete jedoch bei *Cerinthe minor* häufig zwei Typen von Merikarpien, einerseits normale zweifächerige, zweisamige, andererseits einfächerige, einsamige.

Die wiederholt beobachtete Heterokarpie, auch wenn vier Teilfrüchtchen vorhanden sind, weist ebenfalls auf eine ungleichmäßige Entwicklung sowohl der beiden Karpelle als auch der beiden Karpellhälften innerhalb mehrerer Gattungen der *Boraginaceae* s.str. hin (VOJTENKO & OPARINA 1985, 1987; VOJTENKO 1989; ferner JOHNSTON 1928, S. 75, bei *Plagiobothrys plurisepalus*; 1930, S. 24, bei *Cryptantha mendocina*; 1952 a bei *Eritrichum laxum*; HILGER et al. 1985 bei *Microparacaryum*; u.a.).

Die Gattungen *Harpagonella* und *Rochelia* bilden überhaupt nur zwei Klausen aus und werden aus diesem Grunde von GÜRKE (1897) zur Tribus "*Harpagonelleae*" vereinigt. *Zoelleria procumbens* hingegen besitzt 10 (!) Klausen (GÜRKE spricht auf S. 78 von "10 einsamigen Karpellen"), "ein von den übrigen *Boraginaceae* (s.str.) ganz abweichendes Verhalten", so daß GÜRKE diese eine Art zu einer eigenen Tribus ("*Zoellerieae*") erhebt.

JUNELL (1938) fand , daß bei *Harpagonella palmeri* und *Rochelia stellulata* (= *R. disperma* ?) stets ein Fruchtblatt verkümmert ist, daß aber beide Gattungen sich durch die Stellung ihrer Samenanlagen unterscheiden, daher - seiner Ansicht nach - nicht näher miteinander verwandt seien. Bei *Harpagonella*, abweichend von allen übrigen *Boraginaceae* s.str., ist die Mikropyle nach unten gerichtet.

HILGER (1984) beobachtete bei *Rochelia disperma* (bei der nur das abaxiale Karpell entwickelt wird) die Tendenz zur Einsamigkeit; eine Klause kann kleiner, in vielen Fällen sogar gänzlich reduziert sein.

JOHNSTON (1940 a, 1952 a) betont, daß *Zoelleria procumbens* (mit 10 Nüßchen) und *Havilandia* (mit 4 Nüßchen) "agree in all vegetative and floral details except the number of ovules". Er faßt beide Gattungen nur als Arten von *Trigonotis* auf, allerdings als "aberrant members". Außerdem beschreibt er (1940) eine neue Art von *Trigonotis* (*T. pleiomera*), die 8-10 Samenanlagen bzw. Nüßchen besitzt.

MELCHIOR (1964, S. 434) löste die beiden Tribus sensu GÜRKE ("*Harpagonelleae*" und "*Zoellerieae*") auf und gliederte deren Gattungen - trotz der abweichenden Zahl der Klausen - in andere Tribus seiner *Boraginoideae* ein, und zwar *Harpagonella* (2 Klausen) in seine *Cynoglosseae*, dagegen *Rochelia* (2 Klausen) und *Zoelleria* (10 Klausen) in seine *Eritricheae*.

In diesem Zusammenhang seien noch einige weitere Bemerkungen hinzugefügt. HOFMANN & LUDEWIG (1985, S. 413) fiel nämlich auf, daß in den Karpellen von *Limnanthes douglasii* kein Dorsalmedianus vorhanden ist. Ihre Beschreibung des Verlaufes der Gefäßbündel könnte dafür sprechen, daß jedes *Limnanthes*-Karpell nur einem "halben" *Boraginaceae*-s.str.-Karpell entspricht. Die Reduzierung der einen Karpellhälfte, die bei den *Boraginaceae* s.str. in verschiedenem Ausmaß (bis zur gänzlichen Reduktion) vorkommt (bei einigen Arten regelmäßig, bei mehrerem Arten nur gelegentlich oder abnormerweise), könnte beim *Limnanthes*-Karpell ein konstantes Merkmal sein. Die bei *Limnanthes douglasii* vereinzelt beobachtete (bis zu 10) vermehrte Zahl der Klausen (EYSEL 1937; s.o.) läßt es für möglich erscheinen, daß - bei Annahme obiger Interpretation - vielleicht ausnahmsweise beide Karpellhälften entwickelt werden. So könnten möglicherweise auch die 10 Klausen von *Zoelleria procumbens* (="*Trigonotis procumbens*" nach JOHNSTON) und die 8-10 Klausen von *Trigonotis pleiomera* JOHNST. (s.o.!) auf 5 bzw. 4-5 Karpelle (jedes zu 2 Klausen sich entwickelnd) zurückgeführt werden. Diesbezügliche Untersuchungen dieser Arten stehen jedoch noch aus, was HILGER (1985) eigens bemerkt. Interessant ist auch JOHNSTONs (1940, S. 61) Bemerkung: "In fact, I am of the opinion, that the pleiomerous gynoecium of *Zoelleria*, far from being the survival of a condition in the ancestors of the *Boraginaceae*, is merely a recent reversion to that condition, ... present in two species, both

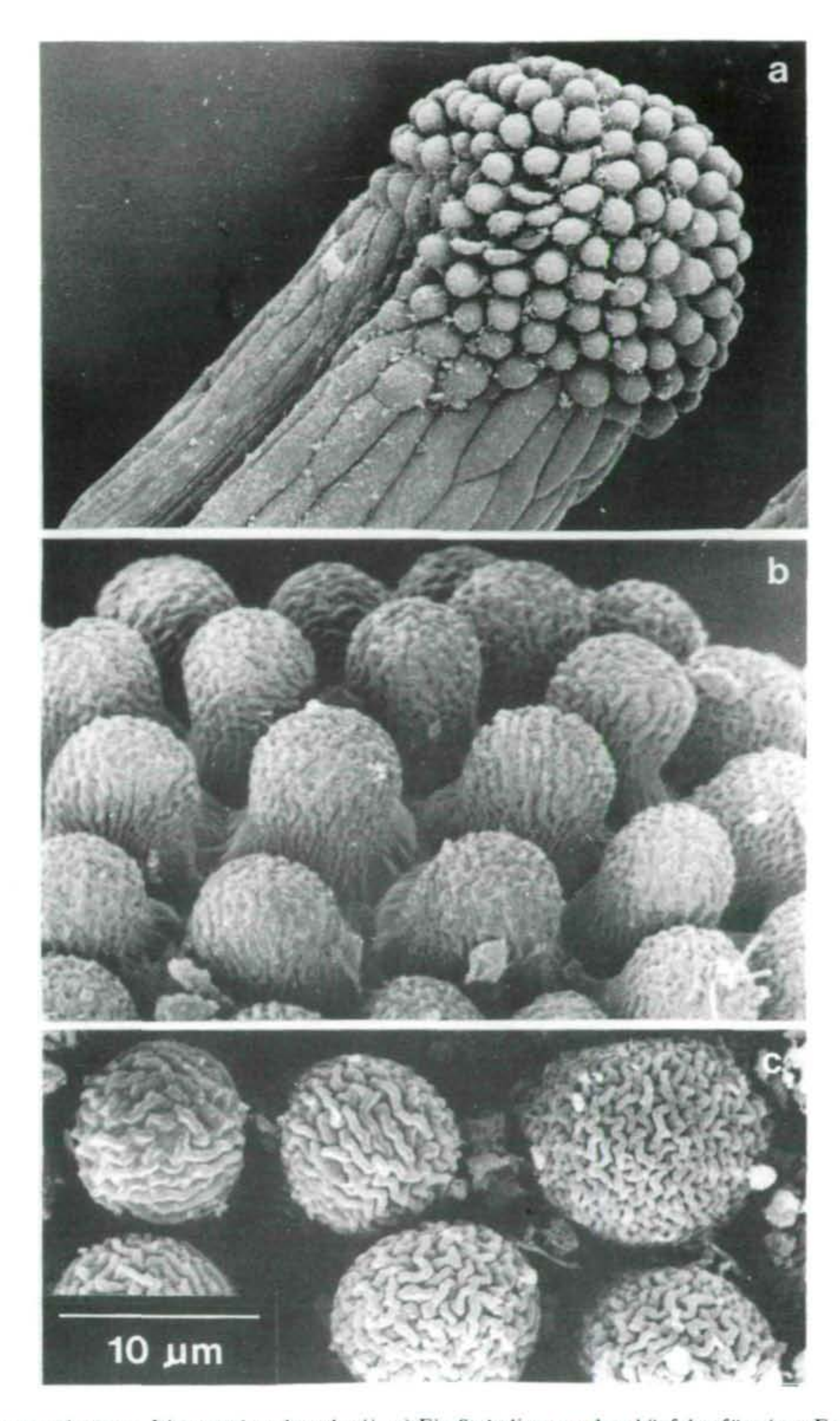


Fig.15. *Limnanthaceae. Limnanthes douglasii.* a) Ein Stylodium, an dem köpfchenförmigen Ende dicht mit Narbenpapillen besetzt. b) Narbenpapillen stärker vergrößert; z.T. in Seitenansicht und in dieser der kurze, etwas verschmälerte basale Teil mit Längsstreifen deutlich unterscheidbar vom kuppelförmigen, mit Strukturen versehenen apikalen Teil. c) Narbenpapillen in Aufsicht bei stärkerer Vergrößerung; Oberflächenstruktur des kuppelförmigen apikalen Teiles. SEM-Aufnahmen: Univ.-Prof. Dr. M. HESSE; Frischmaterial aus dem Botanischen Garten der Universität Salzburg.

of which have other evident relatives with normal gynoecia".[3]

---

[3] Hier sei auch noch vermerkt, daß J.A. MOORE (1936) bei vier von ihm untersuchten *Mertensia*-Arten "two smaller gynobase lobes opposed to the carpels" feststellte, und diese Strukturen als "carpellodes" deutet.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die *Limnanthaceae* und *Boraginaceae* s.str. hinsichtlich ihres Gynoeceums und der Ausbildung von einsamigen Teilfrüchtchen überraschende Ähnlichkeiten aufweisen, wie das Vorhandensein einer Gynobasis (die nach WINKLER (1941) und auch nach HILGER (1985) als der basale Teil des Fruchtknotens anzusehen ist), die eigenartigen Wachstumsverhältnisse der Karpelle und, damit im Zusammenhang stehend, die gynobasische Stellung des gemeinsamen Griffels.

Im Hinblick auf die oben angeführten Abweichungen und Varianten innerhalb der *Boraginaceae* s.str. liegt der Gedanke nahe, das Gynoeceum der *Limnanthaceae* nur als eine Variante des Gynoeceums der *Boraginaceae* s.str. anzusehen. Diese Auffassung scheint umso berechtigter, als innerhalb der *Boraginaceae* noch eine viel stärker abweichende Ausnahme vorkommt, nämlich die bei der Reife "aufspringenden Klausen" von *Schistocaryum myosotideum* (GÜRKE 1897, S. 79).

7. Narbe

Von Interesse sind auch die Narben in beiden Familien. Bei *Limnanthes* teilt sich der verwachsene, gynobasische Griffel in seinem oberen Teil in 5 "Stylodien", die an ihrem abgerundeten, köpfchenartigen Ende dicht mit kurzen Narbenpapillen besetzt sind (Fig. 15 a). Jede Papille besteht aus einem kuppelfömigen, apikalen Teil und einem etwas schmäleren, basalen Teil (Fig. 15 b). Der kuppelförmige Teil weist auf seiner Oberfläche eigenartige Skulpturierungen auf (Fig. 15 b, c), der basale Teil dagegen deutliche Längsstreifung (Fig. 15 b).

Bei den *Boraginaceae* s.str. ist der Griffel meist bis oben verwachsen; es kommen aber auch kurze Stylodien vor, wie z. B. bei *Echium*, *Macrotomia* und *Arnebia* (vgl. GÜRKE 1897, Abb. 52 F, 50 C, J, M). Die Narbe befindet sich am Ende des Griffels (bzw. der Stylodien). Sie ist dicht mit kurzen Papillen besetzt und je nach Gattung verschieden gestaltet, z.B.: mehr oder weniger köpfchenförmig, auch flach, zweigeteilt oder zweilappig oder nur mit einem Einschnitt versehen. HESLOP-HARRISON (1981), die 22 Gattungen untersuchte, weist besonders auf die verschiedenen Formen der Papillen hin. Diese sind "distinctive and not matched in any other angiosperm family". Bei vielen Gattungen ist der verbreitete apikale Teil der Papillen sehr eigenartig kappenförmig gestaltet und mit fingerförmigen Ausstülpungen versehen, bei anderen Gattungen (*Symphytum tuberosum*, *Borago laxifolia*, *Trichodesma scottii*) jedoch kuppelförmig. Der apikale Teil der Papillen kann auch Skulpturierungen, der basale Teil Längsstreifen aufweisen. Unter den mannigfaltigen Formen der Ausgestaltung der Narben bei den *Boraginaceae* s.str. finden sich auch solche, die durchaus vergleichbar sind mit der Narbe von *Limnanthes*, und zwar nicht nur in der Gestalt der Narbe an sich, sondern insbesondere in der Verteilung und Form der Narbenpapillen (kurz; apikaler Teil kuppelförmig und mit Skulpturierungen versehen, basaler Teil verschmälert und mit Längsstreifung; vgl. diesbezüglich z.B. auch die Fig. 20 von *Trichodesma scottii* und andere Figuren bei HESLOP-HARRISON).

Nach den Tabellen 2 und 3 bei HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) gehören *Limnanthes* und die untersuchten Gattungen der *Boraginoideae* sensu GÜRKE (1897) dem gleichen (allerdings weit verbreiteten) Narbentypus an: "dry stigma, surface papillate, papillae unicellular". Interessanterweise weicht aber *Heliotropium* von diesem Typus ab (s.S. 40).

V. Das Verbreitungsgebiet der *Limnanthaceae* und der *Boraginaceae* s.str.

Das Verbreitungsgebiet der *Limnanthaceae* beschränkt sich auf Nordamerika: das von *Floerkea proserpinacoides* reicht von Kalifornien bis nach Pennsylvanien und Kanada; *Limnanthes* kommt besonders in Kalifornien, aber auch bis Oregon vor (REICHE 1896).

Die *Boraginaceae* s.str. haben zwei Hauptentwicklungszentren; das eine liegt im Mittelmeergebiet und strahlt von hier nach allen Richtungen aus; "ein zweites Zentrum mit

zahlreichen endemischen Arten, wenn auch bei weitem nicht in der gleichen Anzahl wie in den Mittelmeergebieten" (GÜRKE, S. 79), liegt im pazifischen Nordamerika, besonders in Kalifornien. Allein hier sind nach RAVEN & AXELROD (1978) die *Boraginaceae* s.str. mit 13 Gattungen und 145 (davon 45 endemischen) Arten vertreten; "they contribute significantly to the endemism in this region". Es kommen hier vor die monotypische Gattung *Harpagonella* (*H. palmeri*), 61 (von etwa 150) Arten von *Cryptantha*, 39 (von etwa 60) Arten von *Plagiobothrys*, 11 (von etwa 20) Arten von *Amsinckia*, 11 Arten von *Pectocarya* u.a.m. Interessanterweise weichen einige dieser Gattungen (bzw. nur einige ihrer Arten) in mancher Hinsicht von den "normalen" *Boraginaceae* s.str. ab, wie z.B. *Harpagonella palmeri* (stets nur 2 Klausen; Samenanlagen mit nach unten gerichteter Mikropyle; Blumenkronröhre sehr kurz); *Cryptantha* (Arten mit nur 2 Klausen; Arten der sect. *Geocarya* mit geteilten Kotyledonen); *Amsinckia* (geteilte Kotyledonen; heterostyle Arten; Arten mit "leaves distinctly denticulate, often more or less repand" MACBRIDGE (1917)); *Pectocarya* (alle Arten mit Einzelblüten).

Abgesehen von diesen und anderen rein amerikanischen Gattungen (darunter auch *Antiphytum* und *Moritzia* nur auf Südamerika, *Macromeria* auf Mittel- und Südamerika beschränkt), reicht das Verbreitungsgebiet von *Mertensia* bis in die Arktis und wird für *M. maritima* als "zirkumpolar" (MELCHIOR 1964) angegeben. Auch *Hackelia* ist nicht auf Nordamerika beschränkt, vier Arten kommen im kälteren Eurasien vor; ferner erstreckt sich das Verbreitungsgebiet, z.B. von *Lappula*, *Eritrichum* und *Lithospermum*, auf die Alte und auf die Neue Welt. RAVEN & AXELROD (1978) nehmen an, daß alle amerikanischen *Boraginaceae* s.str. "have been derived from arcto-tertiary ancestors".

Die *Limnanthaceae* haben also weitgehend das gleiche Verbreitungsgebiet wie diejenigen nordamerikanischen Vertreter der *Boraginaceae* s.str., deren Zentrum in Kalifornien liegt.

VI. Kritische Stellungnahme zu einigen unterschiedlichen Merkmalen zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginaceae* s.str.

1. Blätter

Die fiederig geteilten Blätter der *Limnanthaceae* bilden einen wesentlichen Unterschied zu den ungeteilten, meist ganzrandigen Blättern der *Boraginaceae* s.str. Der Blattrand in dieser Familie kann jedoch mitunter auch wellig und etwas ausgebuchtet sein, z.B. bei *Borago* (HEGI 1927, S. 2230). MACBRIDGE (1917) unterscheidet sogar in seinem Bestimmungsschlüssel die nordamerikanischen (hauptsächlich kalifornischen) *Amsinckia*-Arten nach "leaves distinctly denticulate, often more or less repand" (6 Arten) und "leaves entire".

Eine sehr große Ähnlichkeit ist aber zwischen den Kotyledonen der *Limnanthaceae* und denen der *Boraginaceae* s.str. festzustellen, und zwar sowohl im reifen Samen als auch an den Keimlingen (vgl. S. 22). Eine interessante Ausnahme innerhalb der *Boraginaceae* machen in dieser Hinsicht die Gattung *Amsinckia* und Arten von *Cryptantha* aus der Sektion *Geocarya*, bei denen die Kotyledonen zweigeteilt sind (s. o.).

Es sei auch vermerkt, daß bei vielen Gattungen der *Boraginaceae* s.str. die Grundblätter auffallend verschieden von den stengelständigen Blättern sind; erstere sind oft herzförmig und langgestielt (also ähnlich den Kotyledonen an den Keimlingen von *Limnanthes douglasii*), z.B. bei *Cynoglossum*, *Lindelofia*, *Myosotidium*, *Omphalodes*, *Pulmonaria* u.a. (GÜRKE 1897, S. 73).

Die obigen Hinweise könnten dafür sprechen, daß trotz der Unterschiede in den Folgeblättern Beziehungen zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginaceae* s.str. nicht auszuschließen sind.

2. Androeceum

Das Androeceum ist bei den *Limnanthaceae* in der Regel diplostemon, daher sind bei *Limnanthes* meist 10 (selten 8), bei *Floerkea* 6 Stamina vorhanden. HITCHCOCK & CRONQUIST (1973, S. 287) geben jedoch für *Floerkea* "stamens 3-6" an; und zwar können die inneren Stamina fehlen und nur die äußeren ("each adnate to a scalelike gland"; s.u.!) vorhanden sein; in diesen Fällen ist also *Floerkea* "haplostemon".

Die *Boraginaceae* s.str. haben stets ein haplostemones Androeceum mit 5 episepalen Stamina; allerdings gibt es ganz vereinzelte Ausnahmen. So wird bei *Heliocarya monandra* nach den Untersuchungen von BUNGE (1871) nur ein einziges Staubblatt entwickelt, die übrigen 4 sind vollkommen fehlgeschlagen. Bei *Rochelia* sind "zuweilen weniger" Staubblätter (GÜRKE 1897, S. 131), bei *Cryptantha vidalii* stets nur 3 (BRAND 1931, S. 7) vorhanden.

Innerhalb einiger Gattungen der *Boraginaceae* s.str. wurde Heterostylie festgestellt, so bei *Amsinckia* (RAY & CHISAKI 1957; ORNDUFF 1976; WELLER & ORNDUFF 1989; u.a.), *Anchusa* (PHILIPP & SCHOU 1981), ferner bei *Arnebia*, *Cryptantha*, *Echioides*, *Lithodora*, *Lithospermum*, *Pulmonaria* (GANDERS 1979 a, b; CASPER 1988; vgl. auch Kapitel "Pollenkörner", S. 30 usf.).

a) Drüsen an der Basis der Filamente bei den *Limnanthaceae* - ähnliche Strukturen ("Basalschuppen") bei den *Boraginaceae* s.str.

Bei beiden Gattungen der *Limnanthaceae* fallen an der Basis der äußeren (nur ausnahmsweise auch der inneren) Stamina kleine Drüsen auf (PAYER 1857; REICHE 1896; u.a.). BROWN (1833), der die *Limnanthaceae* zum erstenmal beschrieb und deren systematische Stellung als "not absolutely determined" angibt, weist bereits hin auf "two remarkable points of its structure, namely, the presence of glands subtending the alternative filaments, and the existence of a gynobase". Diesen Hinweis zitieren bemerkenswerterweise einige Autoren (RUSSELL 1919; MASON 1952; MAHESHWARI & JOHRI 1956).

HOFMANN & LUDEWIG (1985, S. 409) bezeichnen diese Drüsen als "Nektarien", die "außen an der Basis der Kelchstaubblätter (liegen), deren Filamente an dieser Stelle verdickt sind. Das kleinzellige Nektardrüsengewebe wird durch einzelne Siebröhren versorgt, die vom Filamentbündel abzweigen".

Interessanterweise beschreibt bereits BUNGE (1871, S. 10) bei einigen Gattungen der *Boraginaceae* s.str. "direkt auf dem Grunde der Kronröhre eine kreisförmige, zuweilen ganzrandige, Honig absondernde Querfalte", die ..... "häufiger 5-10-lappig oder in 5 oder 10 ganz gesonderte Schuppen geteilt ist. Sie ist bald kahl, bald behaart und ragt bald mehr, bald weniger hoch die Röhre hinauf; ..... in jeder richtig begrenzten Gattung ist das Vorhandensein oder Fehlen dieser Organe konstant für alle Arten". SCHAEFER (1942) beobachtete diese ziemlich variablen Gebilde, die er "Basalschuppen" nennt, bei weiteren Gattungen der *Boraginaceae* s.str. Auch JOHNSTON (1954 b, S. 164, 165) weist nachdrücklich auf diese Strukturen hin; so fand er bei *Cystistemon* und *Vaupelia* "filaments ..... usually bearing a thickened hairy basal appendage" und bei *Nomosa* eine "shaggy" Basis der Filamente, aus "slender multicellular gland-tipped hairs" bestehend; er (1953 b, S. 259) sah bei *Lobostemon* "above (1.5-6mm) the corolla base ..... 5 evident, densely villous swellings or squamose appendages borne one below the attachment of each stamen". Er setzte sich auch (1953 b, S. 260, Fußnote) mit dem Terminus "annulus" auseinander, "applied to the minute appendages borne inside the corolla-tube usually just above its very base", und gibt eine mit BUNGE (1871; s.o.!) übereinstimmende Beschreibung; dazu bemerkt er: "in a few genera, such as *Onosma*, ... apparently nectariferous. ..... The annulus is a structure that has been generally ignored by students of the *Boraginaceae*, although its usefulness in classification was long ago indicated by BUNGE (1871)".

Es wäre allerdings zu untersuchen, ob alle diese Basalstrukturen einander homolog und mit denen von *Limnanthes* tatsächlich vergleichbar sind. In diesem Zusammenhang sei auch auf den zahnartigen Fortsatz der Stamina von *Borago officinalis* hingewiesen. Dieser erhebt sich "auf der Außenseite des basal verbreiterten Filamentes. Er ist für die Pollination von Bedeutung" (TROLL 1957, S. 45). SCHAEFER (1942) gibt allerdings für *Borago* außerdem auch Basalschuppen an, die "manchmal einen Ring bilden" können.

b) Zum Problem der Hohlschuppen der *Boraginaceae* s.str.

Eine sehr charakteristische Besonderheit der Korolle zahlreicher *Boraginaceae* s.str. sind die sogenannten Hohlschuppen ("Schlundschuppen"; "fornices"; "faucal appendages" nach JOHNSTON; "teeth" nach ARBER 1939). Sie alternieren stets mit den episepalen Staubblättern, was viele Autoren besonders hervorheben. SCHAEFER (1942), der insgesamt 462 Arten der *Boraginaceae* s.str. untersuchte, betont, daß die Hohlschuppen in keinem Zusammenhang mit den Basalschuppen (s.o.!) stehen.

Die Hohlschuppen sind ganz verschieden in Form, Größe, Färbung usw., mitunter auch innerhalb von Gattungen, z.B. *Hackelia* (BRAND 1931, S. 7). Ganz besonders auffallend sind sie bekanntlich bei *Symphytum*, wo sie bei manchen Arten größer als die Antheren sind (TROLL 1957; u.a.), und bei *Borago*. Bei *Dasynotis*, einer von *Lappula* abgetrennten Gattung, sind sie 4 mm lang und im Unterschied zu allen anderen *Boraginaceae* s.str. "outwardly decurved" (JOHNSTON 1948). Nach SCHAEFER (1942) tragen bei *Lindelofia* (incl. *Solenanthus* und *Adelocaryum*) "manche Hohlschuppen oben zwei nach außen gerichtete Höcker", und *Lacaitaea calycosa* macht eine ganz besondere Ausnahme, da bei dieser die doppelte Anzahl von Hohlschuppen vorhanden ist, nämlich je eine rechts und links vom Hauptnerv jedes Korollappens.

Häufig sind die Hohlschuppen auch auf Schüppchen oder Haarbüschel reduziert (*Nonea*, *Pulmonaria*), was die wiederholt widersprüchlichen Angaben über Vorhandensein bzw. Fehlen erklärlich macht. Innerhalb mancher Gattungen gibt es Arten m i t Hohlschuppen und Arten o h n e diese (z.B. *Cryptantha*, *Lithospermum* u.a.; JOHNSTON 1952 b, 1954 b). Vermutlich ist dies auch bei *Myosotis* der Fall. Bei den Gattungen *Trichodesma* (BRAND 1921), *Onosma*, *Amsinckia*, *Sericostoma*, *Echium*, *Echiochilum* u.a. (JOHNSTON 1954 b) dürften Hohlschuppen überhaupt fehlen. Auch in kleistogamen Blüten werden nach BRAND (1931, S. 7) niemals Hohlschuppen gebildet.

ARBER (1939, S. 343), die *Caccinia glauca*, *Cynoglossum officinale*, *Symphytum asperrimum*, *S. orientale*, *Pulmonaria officinalis* und *Myosotis palustris* untersucht hat, beschreibt die Hohlschuppen als "hollow invaginations of the petal from the lower surface, ending in a solid apex". Sie hebt hervor, daß bei den *Boraginaceae* s.str. (im Unterschied zu der *Caryophyllaceae*- Gattung *Lychnis*) "each petal bears one median tooth (Hohlschuppe) supplied by the median bundle itself". Auch SCHAEFER (1942) betont die Beziehungen zwischen dem Verlauf der "Perianth-Leitbündel" und den Hohlschuppen.

Schon LINDLEY (1853, S. 656) fielen die Hohlschuppen auf; "their peculiar appearance in *Symphytum* und *Borago* leads to the suspicion that they are really a series of abortive stamens". In diesem Zusammenhang ist es auch von Interesse, daß BUNGE (1871, S. 9) bei *Diploloma echioides* (einer von *Craniospermum* abgetrennten Gattung) "eine sehr auffallende Bildung der (normalen) Staubfäden" beschreibt: "Diese sind nämlich am Grunde verdickt und ziemlich weit hinauf hohl; diese Höhlung ist aber eine Ausbuchtung oder Einstülpung der Substanz der Kronenröhre, die nach außen offen mündet, ganz in gleicher Weise wie die echten Fornices. Diese eigentümliche Bildung (scheint) die Ansicht, die Fornices seien eine zweite Reihe unentwickelter Staubblätter, zu unterstützen". Diese Interpretation wurde zwar immer wieder zurückgewiesen, doch scheint sie im Hinblick auf die oben angeführten Beobachtungen doch nicht so ganz abwegig zu sein, daß nämlich die Hohlschuppen dem inneren (epipetalen) Staubblattkreis entsprechen könnten. Damit wäre auch eine Brücke zwischen dem diplostemonen Androeceum der *Limnanthaceae* und dem haplostemonen Androeceum der *Boraginaceae* s.str. gegeben.

3. Zur Pollenmorphologie der *Boraginaceae* s.str. und der *Limnanthaceae*

Auf die große Variationsbreite der Pollenkörner der *Boraginaceae* s.str. (Größe und Form der Pollenkörner; Zahl, Länge, Gestalt, Lage etc. der Aperturen) kann hier nur annähernd eingegangen werden (vgl. insbesondere ERDTMAN 1952; JOHNSTON 1952 b, 1953 a, b, 1954 a, b, 1957; MARTICORENA 1968; BARBIER & MATHEZ 1973; CLARKE 1980).

Die Pollenkörner der meisten *Boraginaceae* s.str. werden als mehr oder weniger prolat, mitunter fast sphärisch beschrieben, aber sie sind "strongly oblate" bei *Onosma pyramidale* (JOHNSTON 1954 a), eine Ausnahme innerhalb der Gattung. (Über die Pollenkörner von *Echiochilon* und *Sericostoma* siehe weiter unten.) Es sei ganz allgemein darauf hingewiesen, daß die Form des reifen, trockenen Pollenkornes durch verschiedene Behandlungsweisen (Azetolysierung, Glyzeringelatine, Milchsäure etc.) mehr oder weniger verändert wird. So beschreibt STIX (1964) bei *Borago officinalis* das veränderte Verhältnis der Polachse zur Äquatorachse von azetolysierten Pollenkörnern (größer als 1) im Vergleich zu unbehandelten (kleiner als 1). Auch JOHNSTON (1953 a, S. 6) fielen auffallende Formveränderungen bei *Neatostema* (einer von *Lithospermum* abgetrennten Gattung) bei Behandlung mit Milchsäure auf.

Unter den *Myosotis*-Arten finden sich bekanntlich die kleinsten Pollenkörner der Angiospermen überhaupt. Die Polachse beträgt bei *Myosotis silvatica* 4.8 µm (KUPRIANOVA & ALYOSHINA 1972), dagegen bei *Lithospermum densiflorum* bis 72 µm (JOHNSTON 1952 b). Bei den heterostylen Arten von *Lithospermum* (JOHNSTON 1952 b) und *Arnebia* (JOHNSTON 1954 a) und auch bei der heterostylen *Pulmonaria obscura* (OLESEN 1979) sind die Pollenkörner der kurzgriffeligen Formen größer als die der langgriffeligen Formen. Außerdem können innerhalb einer Art die Pollenkörner von polyploiden Formen größer sein als die der diploiden Formen, wie bei *Symphytum tuberosum* (MURIN & MAJOVSKY 1982). Auch zwischen einzelnen *Myosotis*-Arten konnte eine deutliche Korrelation zwischen der Chromosomenzahl und der Pollenkorngröße festgestellt werden (GEITLER 1936; GRAU 1964; PRZYWARA 1986/87).

Die Zahl der Aperturen variiert zwischen 2 und 12. Nicht selten sind innerhalb von Gattungen (z.B. *Myosotis*, *Mertensia*, *Moltkia*, *Lithospermum*), mitunter auch innerhalb von Arten, Unterschiede festzustellen.

2-colpate Pollenkörner wurden bisher nur bei den Arten von *Sericostoma* und *Echiochilon* (bei letzterer mitunter vermischt mit 3-colpaten Pollenkörnern) festgestellt. Bei diesen beiden Gattungen sind die Pollenkörner außerdem bilateral symmetrisch "and tend to be broader than high" (JOHNSTON 1957). - Die Angaben über nur 2 Keimporen bei *Cynoglossum denticulatum* (KHALEEL 1974), *Adelocaryum* (NAGARAJ & FATHIMA 1968) und *Mertensia platyphylla* (im Gegensatz zu den 5-6-colporaten Pollenkörnern von *M. paniculata*; KHANNA 1964 b) sollten nachgeprüft werden.

3-colporate Pollenkörner finden sich z.B. bei *Trichodesma*, *Caccinia*, *Alkanna*, *Halacsya*, *Cystistemon*, *Onosma*, *Lobostemon*, *Echium* u.a. - Bei *Echium*, *Lobostemon* und *Cystistemon* (und bei *Onosma* in jungen Mikrosporen-Stadien; HUYNH 1972 a, b) sind die Pollenkörner auffallend "heteropolar", d.h. die eine "polar area" ist breiter als die andere. Bei *Echium* liegen die Keimporen außerdem nicht am Äquator, sondern in dem breiteren Teil des Pollenkornes. Bei *Onosma helveticum* verschmelzen im breiteren (distalen) Teil die Colpi-Enden (HUYNH 1972 b).

CLARKE (1980) weist besonders auf den Unterschied zwischen den "colporate" und den "heterocolpate" Pollenkörnern hin. Bei letzteren alternieren Colpi, die "endoapertures" besitzen, mit Colpi, denen "endoapertures" fehlen und die von ERDTMAN (1952) und anderen Autoren als "Pseudocolpi", von CLARKE (1980) als "simple colpi", von GRAU & LEINS (1968) als "Längsfurchen" bezeichnet werden. Nach CLARKE (1980) sind z.B. die Pollenkörner von *Pardoglossum*, *Cynoglossum*, *Lappula* und *Amsinckia* 6-heterocolpat (d.h. 3 Colpi mit Poren, 3 Colpi ohne Poren), die Pollenkörner von *Myosotis arvensis* und anderen *M.*-Arten, von *Asperugo procumbens*, *Mertensia maritima* und *Omphalodes*-Arten 6- oder 8-heterocolpat, von *Myosotis discolor* 10-12-heterocolpat.

4-5-colporate Pollenkörner werden z.B. für *Anchusa* (nach DIEZ 1983: je nach Art 3-, 4- oder 5-colporat), *Nonea* und *Pulmonaria*, 6-colporate Pollenkörner für *Trachystemon*, *Cerinthe*, *Onosmodium*, *Ancistrocarya*, *Macromeria* (die Pollenkörner der letzten drei Gattungen sind außerdem heteropolar), 7-11-colporate Pollenkörner für *Symphytum*, 6-12-colporate Pollenkörner für *Borago* angegeben.

Nach JOHNSTON (1954 a, S. 46, 52; 1954 b) weisen die Pollenkörner von *Arnebia*-Arten und *Stenosolenium saxatile* zwei Reihen von Poren auf, und zwar je eine Reihe (von 4-5 Poren bei *Arnebia*, von 8-9 Poren bei *Stenosolenium*) über bzw. unter der für viele *Boraginaceae* s.str. typischen äquatorialen Einschnürung (s. weiter unten).

Der Abstand der Colpi bzw. Pseudocolpi voneinander ist nicht immer gleich; z.B. liegen bei

Echium vulgare zwei Colpi einander näher und vom dritten Colpus weiter entfernt. Auch bei den heterocolpaten Pollenkörnern von *Pectocarya boliviana*, *Plagiobothrys tinctorius* u.a. (MARTICORENA 1968) wurden ähnliche Beobachtungen gemacht.

Die Colpi sind bei den einzelnen Gattungen verschieden lang: kurz und schmal (z.B. *Symphytum*), mittellang (*Trachystemon*, *Borago*, *Anchusa*), lang (*Lappula*, *Echium* u.a.).

Die Colpi können auch innerhalb einer Gattung verschieden sein, z.B. bei *Myosotis*: kürzer oder länger, schmal oder breit.

Die Pseudocolpi, die häufig länger sind als die mit Poren versehenen Colpi, fusionieren mitunter sogar an den Polen, so bei *Amsinckia lycopsoides* und *Myosotis discolor* (CLARKE 1980). Ähnliche Beobachtungen an *Myosotis*-Arten der Süd-Hemisphäre machten auch GRAU & LEINS (1968; vgl. auch GRAU & SCHWAB 1982).

Die Polansichten der Pollenkörner sind - z.T. im Zusammenhang mit der Anzahl der Colpi bzw. Pseudocolpi - sehr verschieden: mehr oder weniger 3-seitig, quadratisch, 5- und 6-seitig, aber auch rund oder elliptisch. Ganz eigenartig ist die Polansicht vom *Myosotis-uniflora*-Typus (GRAU & LEINS 1968), bei der die "Längsfurchen" (= Pseudocolpi; s.o.) "mit einer jeweils polar gelegenen ringförmigen Furche fusionieren".

Die Äquatoransichten der Pollenkörner sind ebenfalls sehr verschieden (mehr oder weniger oval oder rechteckig; an den Polen mehr oder weniger konvex oder konkav etc.). Sehr oft zeigen die Pollenkörner eine geringere oder stärkere äquatoriale Einschnürung, die nicht selten einem Pol mehr genähert ist, z.B. bei *Lithospermum discolor*, *L. californicum* (JOHNSTON 1952 b, Fig. II/ 9, 13). In diesen letzteren Fällen wird das Pollenkorn ungleich zweigeteilt. Die äquatoriale Einschnürung scheint unabhängig von der Zahl der Colpi zu sein und ist für die Pollenkörner zahlreicher *Boraginaceae* s.str. sehr charakteristisch (in der Literatur als "tailliert", "constricted equator", "hour-glass-", "dumb-bell-", "shoe-print-shaped" beschrieben). Wie schon früher erwähnt (s.S. 10), ist diese äquatoriale Einschnürung bereits an ganz jungen Mikrosporen von *Myosotis*-Arten (GEITLER 1936) und *Pulmonaria mollissima* (VERESHCHAGINA 1987) zu sehen.

Einen ganz eigenartigen Pollenkorn-Typus fanden BARBIER & MATHEZ (1973) bei *Rindera gymnandra*, wo angeblich "3 sillons ..... alternent avec 3 pores saillants et larges".

Daß die Variationsbreite innerhalb einer Gattung überraschend groß und vielfältig sein kann, zeigen sehr anschaulich die Untersuchungen von GRAU & LEINS (1968) an 26 *Myosotis*-Arten. Bei diesen variieren - wie z.T. schon früher angeführt - die Länge der Polachsen (5.5 μm bis 20 μm), die Gestalt der Pollenkörner ("tailliert" oder anders), die Colpi und Pseudocolpi (in der Anzahl: 3, 4, 5, 6; der Länge u.a.m.), und außerdem verschmelzen bei einigen Arten die Pseudocolpi an den Polen.

Auch innerhalb der Gattung *Lithospermum* sind die Pollenkörner sehr verschieden (JOHNSTON 1952 b). Bei den heterostylen Arten unterscheiden sich die Pollenkörner der beiden Formen einer Art nicht nur in der Größe (wie schon früher bemerkt), sondern bei einigen Arten auch in ihrer Gestalt: die kleinen Pollenkörner der langgriffeligen Form sind im Äquator eingeschnürt, die großen Pollenkörner der kurzgriffeligen Form jedoch nicht. (Vgl. auch WELLER 1980.) Die große Variationsbreite der Pollenkörner von *Lithospermum* s.l. beschreiben auch DIEZ et al. (1986).

Es ist ferner zu erwähnen, daß CLARKE (1980, S. 59) bei den Pollenkörnern einiger *Boraginaceae* s.str. das Vorkommen eines "endocingulus" beschreibt, der zustandekommt, wenn "all the endoapertures join together to form a continuous equatorial belt", wie z.B. bei *Borago*, *Trachystemon*, *Nonea* u.a.

Von Interesse ist auch die Beobachtung, daß die Pollenkörner während ihrer Entwicklung von der Tetrade bis zum reifen Pollenkorn bedeutende Formveränderungen erfahren, was bereits STRASBURGER (1889) aufgefallen ist.

Die eigenartigen, schwer zu deutenden Pollenkörner der *Limnanthaceae* (ERDTMAN 1952; HUYNH 1971, 1972 a, 1982; OLTMANN 1971) weisen Merkmale auf, die auch bei Pollenkörnern innerhalb der *Boraginaceae* s.str. zu beobachten sind. So gibt es - wie bei den *Limnanthaceae* - auch unter den *Boraginaceae* s.str. (*Echiochilon*, *Sericostoma*) 2-colpate, bilaterale Pollenkörner, die außerdem "tend to be broader than high" (s.o., JOHNSTON 1957). Ferner wird bei *Limnanthes douglasii* angenommen, daß die beiden Colpi an den Polen miteinander fusionieren (ERDTMAN 1952; HUYNH 1972 a, 1982); auch bei einigen *Boraginaceae* s.str. fusionieren die Pseudocolpi (s.o.: *Amsinckia lycopsoides*, *Myosotis discolor*), bei *Onosma helveticum* die drei distalen Colpi-Enden (s.o., HUYNH 1972 b).

Ganz besonders auffällig ist aber bei beiden *Limnanthaceae*-Gattungen die Form noch junger Pollenkörner, die durch eine Einschnürung in zwei ungleich große Teile gegliedert werden (s. diese Arbeit, S. 5; vgl. auch ERDTMAN 1952, Fig. 141 e; HUYNH 1971, 1972 a, 1982). Auch bei einigen *Boraginaceae* s.str. kann die äquatoriale Einschnürung, die in dieser Familie so häufig vorkommt und sehr charakteristisch ist, schon an jungen Mikrosporen zu sehen und mitunter gegen einen der Pole hin verschoben sein (s.o.).

Die angeführten Beobachtungen lassen es für möglich erscheinen, daß die Pollenkörner der *Limnanthaceae* nur eine Variante der in vieler Hinsicht variablen Pollenkörner der *Boraginaceae* s.str. sind.- Es muß hier allerdings auch bemerkt werden, daß in jüngster Zeit BUCHNER et al. (1990) das Pollenkorn von *Limnanthes douglasii* als "zonisulcat" interpretieren, also hinsichtlich der Lage der Pole und des Äquators eine von ERDTMAN (1952) und HUYNH (1971, 1972 a, 1982) entgegengesetzte Auffassung vertreten.

Ob die Randzone ("zone striée") um die "intercolpae" bei *Limnanthes douglasii* (HUYNH 1982) und die "reißverschlußartige Verzahnung ..... im Randbereich der Furchen und Colpi" bei *Myosotis* (GRAU & SCHWAB 1982) oder die "granuloso" Ränder der Colpi und Pseudocolpi bei *Selkirkia* (MARTICORENA 1968) vielleicht auf weitere Ähnlichkeiten zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginaceae* s.str. hindeuten, bleibt vorläufig noch eine offene Frage.

4. Die Chromosomenzahlen der *Limnanthaceae* und *Boraginaceae* s.str.

Bei beiden Gattungen der *Limnanthaceae* wurde bisher ausnahmslos die Chromosomenzahl n=5 gefunden (MASON 1952; FEDOROV 1969; R.J. MOORE 1973, 1977; ORNDUFF & CROVELLO 1968; JAIN et al. 1978; KESSELI & JAIN 1984).

Bei den *Boraginaceae* s.str. wurden dagegen zahlreiche Chromosomenzahlen festgestellt: von n=4 (*Echium strictum*: FERNÁNDES CASAS et al. 1980; *Amsinckia lunaris*, drei Arten von *Arnebia*: FEDOROV 1969), 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 24, 28, 32, 36, 48, 56, 64, bis 72 (letztere bei einem *Symphytum tuberosum* aus Italien: GRAU 1968).

Die Angaben stützen sich hauptsächlich auf die Zusammenfassungen von FEDOROV (1969); MOORE (1973, 1974, 1977); GOLDBLATT (1981, 1984, 1985); LÖVE (1977, 1978 a, b, 1979, 1980, 1981 a, b, c, 1982 a, b, c, d, 1983 a, b, 1984, 1985, 1986 a, b, 1987 a, b, 1988); ALTAMURA et al. (1984); BALTISBERGER & CHARPIN (1989); GRAU (1988); LEPPER (1985); MARKOVA (1989); PASHUK (1987); u.a.m. Sie können bei der Fülle von diesbezüglicher Literatur keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben.

Innerhalb einiger Gattungen sind die Chromosomenzahlen sehr unterschiedlich, wie z.B. bei *Omphalodes*, *Amsinckia*, *Symphytum*, *Anchusa*, *Nonea*, *Alkanna*, *Pulmonaria*, *Myosotis*, *Lithospermum* s.l., *Onosma* und *Echium*.

Eine ungefähre Analyse der Chromosomenzahlen zeigt, daß bei den *Boraginaceae* s.str. die Zahl n=12 weitaus überwiegen dürfte; häufig treten auch die Zahlen n=7, 8 und deren Vielfache auf. Im Vergleich zu diesen Zahlen ist n=6 bzw. 2n=12 relativ selten vertreten, nur innerhalb einiger Gattungen bei einzelnen Arten und stets neben Arten mit anderen Chromosomenzahlen, so bei *Cryptantha* (GOLDBLATT 1985), *Amsinckia* (FEDOROV 1969), *Anchusa* (LÖVE 1983 a), *Echium* (GOLDBLATT 1981, 1984; LEPPER 1982), *Moltkia* (FEDOROV 1969), *Onosma* (FEDOROV 1969; GRAU 1968; POPOVA & ZEMSKOVA 1985).

In der Tribus *Cynoglosseae* wird n=12 bei allen bisher untersuchten Gattungen angegeben, bei einigen ausschließlich, bei anderen (z.B. *Trichodesma*, *Omphalodes*) zusammen mit anderen Chromosomenzahlen.

Innerhalb der *Eritricheae* findet sich n=12 innerhalb der meisten untersuchten Gattungen, vorwiegend neben anderen Chromosomenzahlen. Für *Gastrocotyle hispida* wird n=10 (MOORE 1977) jedoch angegeben.

Die Zahl n=12 neben anderen Chromosomenzahlen wurde auch innerhalb einiger Gattungen der *Anchuseae* (*Symphytum*, *Borago*, *Anchusa*), der *Lithospermeae* (*Myosotis*, *Lithospermum*) und der *Echieae* (*Echium*; jedoch meist n=8, nur selten n=12) festgestellt; aber in diesen drei Tribus gibt es zunehmend mehr Gattungen, in denen n=12 nicht mehr, dagegen andere Chromosomenzahlen (häufig n=7, 8, 14, 16, 24) aufscheinen.

Die Zahl n=5 wurde bisher innerhalb der *Boraginaceae* s.str. nur für *Amsinckia spectabilis* (FEDOROV 1969; MOORE 1973) angegeben; dagegen wurde wiederholt n=10 (bzw. 2n=20) festgestellt, und zwar bei einzelnen Arten verschiedener Gattungen aus fast allen Tribus sensu GÜRKE:

Cynoglosseae: *Omphalodes luciliae* (GRAU 1968); *Lindelofia macrophylla* (FEDOROV 1969).

Eritricheae: *Eritrichum tschuktschorum* (ZHUKOVA & PETROVSKY 1987); *Gastrocotyle hispida* (MOORE 1977).

Anchuseae: *Symphytum ottomanum* (GVINIAŠVILI 1976; LÖVE 1982 b, 1983 a; STRID & ANDERSSON 1985). [Außerdem: n=20 bei einem Cytotypus von *Symphytum officinale* (GADELLA 1978, 1984), *S. peregrinum* (GADELLA et al. 1983), *S. tanaicense* (MÁJOVSKÝ & UHRIKOVÁ 1985; MURÍN & MÁJOVSKÝ 1987); n=15 bei *S. cycladense* (GVINIAŠVILI 1976, *S. anatolicum* (MOORE 1973).]; *Nonea obtusifolia* (MOORE 1974), *N. pulla* (FÜRNKRANZ 1967). [Außerdem: n=20 bei *N. micrantha*, und n=15 bei *N. vesicaria* (MOORE 1974).]; *Alkanna primuliflora* (MOORE 1977), *A. stribrnyi* (LÖVE 1983 a). [Außerdem: n=15 bei *A. tinctoria* (MOORE 1973, 1977; GRAU 1968).]; *Pulmonaria australis* (GOLDBLATT 1981).

Lithospermeae: *Myosotis sylvatica* ssp. *cyanea* und ssp. *rivularis* (LÖVE 1981 a; GOLDBLATT 1984), *M. cyanea* (FEDOROV 1969); *Buglossoides calabrum* (GRAU 1968); *Onosma polyphyllum* (GOLDBLATT 1981), *O. pseudoarenarium* ssp. *delphinensis*, *O. angustifolium* var. *australis* (MOORE 1973), *O. arenarium* ssp. *arenarium* und ssp. *penninum*, *O. polyphyllum*, *O. vaudense* (POPOVA & ZEMSKOVA 1985). [Außerdem: n=15 bei *O. kurdicum* und *O. sanguinolentum* (POPOVA & ZEMSKOVA 1985; letztere Art auch TEPPNER 1980).]

Harpagonelleae: *Rochelia disperma* (FEDOROV 1969).

GADELLA & KLIPHUIS (1978; auch GADELLA et al. 1983; HUIZING 1985) gelangten zu der Auffassung, daß die Chromosomenzahl 2n=40 bei *Symphytum peregrinum* und bei einem Cytotypus von *S. officinale* nicht auf Hybridisierung, sondern vermutlich auf eine eigene Basiszahl (x=10) neben den für *Symphytum* bereits bekannten Basiszahlen (vor allem x=12, aber auch 14, 15, 16) zurückzuführen ist. Auch bei *Lithodora fruticosa* (n=20, 2n=40 und andere Zahlen) nehmen LUQUE & VALDÉS (1984) an, daß diese "a species with x=10" sei.

Im Hinblick auf das Vorkommen von n=5 und n=10 (auch n=15, 20) unter den zahlreichen Chromosomenzahlen der *Boraginaceae* s.str. ist die bei beiden Gattungen der *Limnanthaceae* konstant auftretende Chromosomenzahl von n=5 bemerkenswert und müßte kein Grund sein, Beziehungen zwischen den beiden Familien auszuschließen.

VII. Die Unterfamilien *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* der *Boraginaceae* s.l. (sensu GÜRKE 1897)

1. Die verschiedenen systematischen Auffassungen über die obigen Unterfamilien

Eine kritische Beurteilung der systematischen Beziehungen zwischen den *Boraginoideae* (bzw. *Boraginaceae* s.str.) und den *Limnanthaceae* erhält erst ihre besondere Bedeutung, wenn die *Boraginoideae* auch mit den drei anderen Unterfamilien der *Boraginaceae* sensu GÜRKE (*Cordioideae*, *Ehretioideae*, *Heliotropioideae*) verglichen werden.

Sowohl in alten als auch in neuen Systemen werden die *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* - anscheinend ohne Vorbehalte - in die *Boraginaceae* s.l. einbezogen (GÜRKE 1897; WETTSTEIN 1935; TAKHTAJAN 1980; CRONQUIST 1981; THORNE 1983; u.a.).

MELCHIOR (1964, S. 431) und RIEDL (1968, S. 294) sind sogar entschiedene Gegner einer Aufteilung der *Boraginaceae* s.l. in verschiedene Familien. DAHLGREN (1983, S. 145) dagegen trennt die "*Ehretiaceae*" als eigene Familie von den "*Boraginaceae* (incl. *Wellstediaceae*[4])" ab; er gibt aber nicht an, welche Gruppen er in jede dieser beiden Familien einschließt. SVENSSON (1925) z.B. stellt seinen "*Boraginaceae*" die "*Heliotropiaceae*" (incl. *Ehretioideae* und *Cordioideae*) gegenüber. Neuerdings trennt TAKHTAJAN (1987) die *Ehretiaceae*, *Cordiaceae* und *Wellstediaceae* als eigene Familien von den *Boraginaceae* sensu GÜRKE ab, beläßt aber die *Heliotropioideae* weiterhin bei seinen *Boraginaceae*. - HUTCHINSON (1969) vertritt eine ganz andere Auffassung. Er stellt die *Ehretiaceae* (incl. *Cordioideae*) in die Ordnung "*Verbenales*", also ganz abseits von seinen *Boraginaceae* (Ordnung "*Boraginales*"), in die er auch die *Heliotropioideae* und *Wellstedia* einschließt.

Auf eine in verschiedener Hinsicht größere Kluft zwischen den *Boraginoideae* und den anderen Unterfamilien des Systems GÜRKE (allerdings wurde meist nur mit *Heliotropium* verglichen) wurde wiederholt hingewiesen (ROSANOFF 1866; GUIGNARD 1893; VAN TIEGHEM 1906; RATHORE & LAKSHMI 1978; aufgrund unterschiedlicher Narbenmerkmale HESLOP-HARRISON & SHIVANNA 1977; HESLOP-HARRISON 1981; u.a.). Auch NETOLITZKY (1926) und SCHNARF (1931) heben die Unterschiede zwischen den *Boraginoideae* und den anderen Unterfamilien der *Boraginaceae* s.l. hervor. FULVIO (1978, 1979, 1981) vertritt entschieden SVENSSONs Ansicht und ist für eine Trennung zwischen den *Boraginaceae* s.str. und den "*Heliotropiaceae*" (incl. *Ehretioideae* und *Cordioideae*), und zwar hauptsächlich aufgrund embryologischer Merkmale.

2. Die Embryologie der *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae*

Mehrere Gattungen sind embryologisch noch nicht oder nur sehr lückenhaft untersucht. Die artenreichen Gattungen würden umfassendere Untersuchungen benötigen.

Literatur: *Cordioideae*: *Cordia* (BREWBAKER 1967: Poll.; FATHIMA 1966; FULVIO 1981: End.; KHALEEL 1975, 1982; LUBCOCK 1892: Sam.; SVENSSON 1925). *Patagonula* (FULVIO 1981: End.).

Ehretioideae: *Beureria* (= *Bourreria*) (JUNELL 1938: Sa.anl.; MARTIN 1946: Sam.); *Coldenia* (BREWBAKER 1967: Poll.; JUNELL 1938: Sa.anl.; MARTIN 1946: Sam.; VENKATESWARLU & ATCHUTARAMAMURTI 1955); *Cortesia* (FULVIO 1965; JUNELL 1938: Sa.anl.); *Ehretia* (JOHRI & VASIL 1956; JUNELL 1938: Sa.anl.; KHALEEL 1978 b; MARTIN 1946: Sam.; RAO & RAO 1984; SVENSSON 1925; VASIL 1955); *Halgania*, *Rhabdia* (JUNELL 1938: Sa.anl.); *Rotula* (= *Rhabdia*) (NAGARAJ & FATHIMA 1967, 1971); *Saccellium* (JUNELL 1938: Sa.anl.); *Pteleocarpa* (VELDKAMP 1988: Sa.anl.).

Heliotropioideae: *Heliotropium* (GUIGNARD 1893; HEGELMAIER 1886: End.; HILGER 1987: Sa.sch., Perik.; JOSHI & DWIVEDI 1980; KHALEEL 1978 a; MARTIN 1946: Sam.; PAL 1963; RAMAMURTI 1958; ROSANOFF 1866; SCHNARF 1937: Poll.; SOUÈGES 1943: Emb.; SVENSSON 1925; VENKATESWARLU & ATCHUTARAMAMURTI 1955); *Ixorhea*[5] (FULVIO 1978, 1981); *Tournefortia* (GUIGNARD 1893; MARTIN 1946: Sam.; SVENSSON 1925); *Ceballosia fruticosa* (= syn. *Messerschmidia fruticosa*) (HILGER 1989: Perik.).

---

[4] Meist wird die Gattung *Wellstedia* (mit nur zwei Arten) als eigene Unterfamilie (*Wellstedioideae*) in die *Boraginaceae* s.l. einbezogen. MERXMÜLLER (1960) erhebt sie zu einer eigenen Familie (*Wellstediaceae*), die "den *Boraginaceae* zumindest näher verwandt ist als irgendeiner anderen Familie". Er betont, daß sich *Wellstedia* von den *Boraginaceae* durch folgende Merkmale unterscheidet: "durch die konstante Tetramerie, das flachgepreßte, angustisepte Ovar (mit terminalem Griffel), fast apikale Plazentation mit nur einem hängenden (nach PILGERs Beschreibung: epitropen) Ovulum in jedem der beiden völlig ungegliederten Fächer und durch echte, lokulizide Kapseln und zwei (einen) freie Samen". Nach PILGER (1912) füllen die dicken, fleischigen Kotyledonen den Samen aus. Seiner Ansicht nach kann man an eine gewisse Verwandtschaft mit Gattungen wie *Coldenia* (*Ehretioideae*) denken.

[5] *Ixorhea tschudiana* FENZL, deren systematische Stellung zweifelhaft war (ENGLER & PRANTL 1897, IV/3a, S. 377; WILLIS 1966), gehört nach den Untersuchungen von FULVIO (1978) zweifellos zu den *Heliotropioideae*.

Anthere und Pollen. Bei allen drei Gruppen entwickelt sich die Antherenwand nach dem Dikotylen-Typus; sie ist bei *Cordia* 4-6-schichtig, bei den *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* meist 4-schichtig. Das Sekretionstapetum wird mehrkernig und bei *Ehretia* stellenweise 2-schichtig. Teilung der Pollenmutterzellen durch simultane Cytokinese.

Das reife Pollenkorn:

Cordioideae: 3(selten 2)-zellig bei *Cordia sebestena*; 2(selten 3)-zellig bei *C. alba*.

Ehretioideae: 2-zellig bei *Coldenia procumbens*, *C. sp.*, *Ehretia laevis* (selten 3-zellig), *E. ovalifolia*, *E. microphylla* (selten 3-zellig), *Rotula aquatica*.

Heliotropioideae: 2-zellig bei *Heliotropium* (3 Arten) und *Ixorhea tschudiana*.

Samenanlage und Archespor. Bei allen drei Gruppen ist die Samenanlage meist hängend, anatrop, epitrop (nur bei *Cordia alba* als orthotrop angegeben; bei *Saccellium* (*Ehretioideae*) tief befestigt und fast orthotrop); sie besitzt ein einziges vielschichtiges Integument, dessen innere Epidermis zu einem Integumenttapetum differenziert wird (Fig. 16 a); Integumentgefäße fehlen (nur bei *Cordia alba* und *C. obliqua* soll ein Ast des Raphebündels in das Integument gehen, aber ohne sich zu verzweigen). - In der Regel wird nur eine Archesporzelle gebildet. Nach den vorliegenden Angaben können Deckzellen fehlen oder gebildet werden. Die Samenanlagen sind wiederholt dem tenuinuzellaten Typus nur genähert und werden sogar als "krassinuzellat" (sensu MAHESHWARI 1950) oder als "pseudokrassinuzellat" bezeichnet.

Cordioideae: *Cordia sp.* tenuinuzellat (SVENSSON); bei *C. alba* keine Deckzelle; bei *C. sebestena* (KHALEEL 1982) krassinuzellat, Deckzellen vorhanden und außerdem werden die Epidermiszellen am Nuzellusscheitel periklin geteilt.

Ehretioideae: Nach SVENSSON ist die Samenanlage von *Ehretia macrophylla* tenuinuzellat, Deckzellen fehlen und werden nur durch periklin geteilte Epidermiszellen am Nuzellusscheitel vorgetäuscht; dagegen sind bei *Ehretia laevis* (JOHRI & VASIL), *E. ovalifolia*, *E. microphylla* (RAO & RAO), *Coldenia procumbens* und *Rotula aquatica* Deckzellen vorhanden und die Zellen der Nuzellusepidermis werden nicht geteilt. Bei *Cortesia cuneifolia* ist keine Deckzelle vorhanden, aber die Nuzellusbasis ist gut entwickelt.

Heliotropioideae: Nach SVENSSON sind die Samenanlagen von *Heliotropium europaeum* und drei anderen Arten tenuinuzellat, Deckzellen fehlen und werden durch periklin geteilte Epidermiszellen am Nuzellusscheitel vorgetäuscht. Diese Nuzelluskappe bleibt während der frühen Embryosackentwicklung erhalten. Auch nach PAL werden bei den von ihm untersuchten *Heliotropium*-Arten Deckzellen nur vorgetäuscht. Dagegen werden bei *H. scabrum*, *H. strigosum* (KHALEEL 1978 a) und *Ixorhea tschudiana* (FULVIO 1978) Deckzellen gebildet.

Embryosack. Entwicklung bei allen drei Gruppen meist nach dem Normal(Polygonum)-Typus (*Cordia*, *Ehretia*, *Coldenia*, *Rotula*, *Heliotropium*, *Ixorhea*); bei *Cordia alba* mitunter Tendenz zu bisporischer und aposporischer Entwicklung; auch bei *Ehretia*-Arten neben dem Normal-Typus bisporische Entwicklung; bei *Cortesia cuneifolia* Allium-Typus (FULVIO 1965).

Der fertige Embryosack (Fig. 16 a) grenzt direkt an das Integument. Er besteht nach SVENSSON bei *Cordia sp.*, *Ehretia macrophylla* und *Heliotropium* aus einem engeren, von dem Integumenttapetum umschlossenen chalazalen Teil und einem mikropylaren, mehr oder weniger erweiterten Teil. Diese Differenzierung des Embryosackes ist aber nicht bei allen untersuchten Arten vorhanden. Das Integumenttapetum kann den Embryosack mehr oder weniger weit hinauf, mitunter fast ganz umschließen.

Die Synergiden zeigen die gewöhnliche Ausbildung.

Die Polkerne verschmelzen in der Regel noch vor der Befruchtung und der sekundäre Embryosackkern liegt meist beim Eiapparat, seltener in der Mitte des Embryosackes und nur bei *Cortesia* bei den Antipoden.

Die drei (nur bei *Heliotropium europaeum* 6) Antipodenzellen sind klein und unbedeutend.

Befruchtung. Porogamie, doppelte Befruchtung.

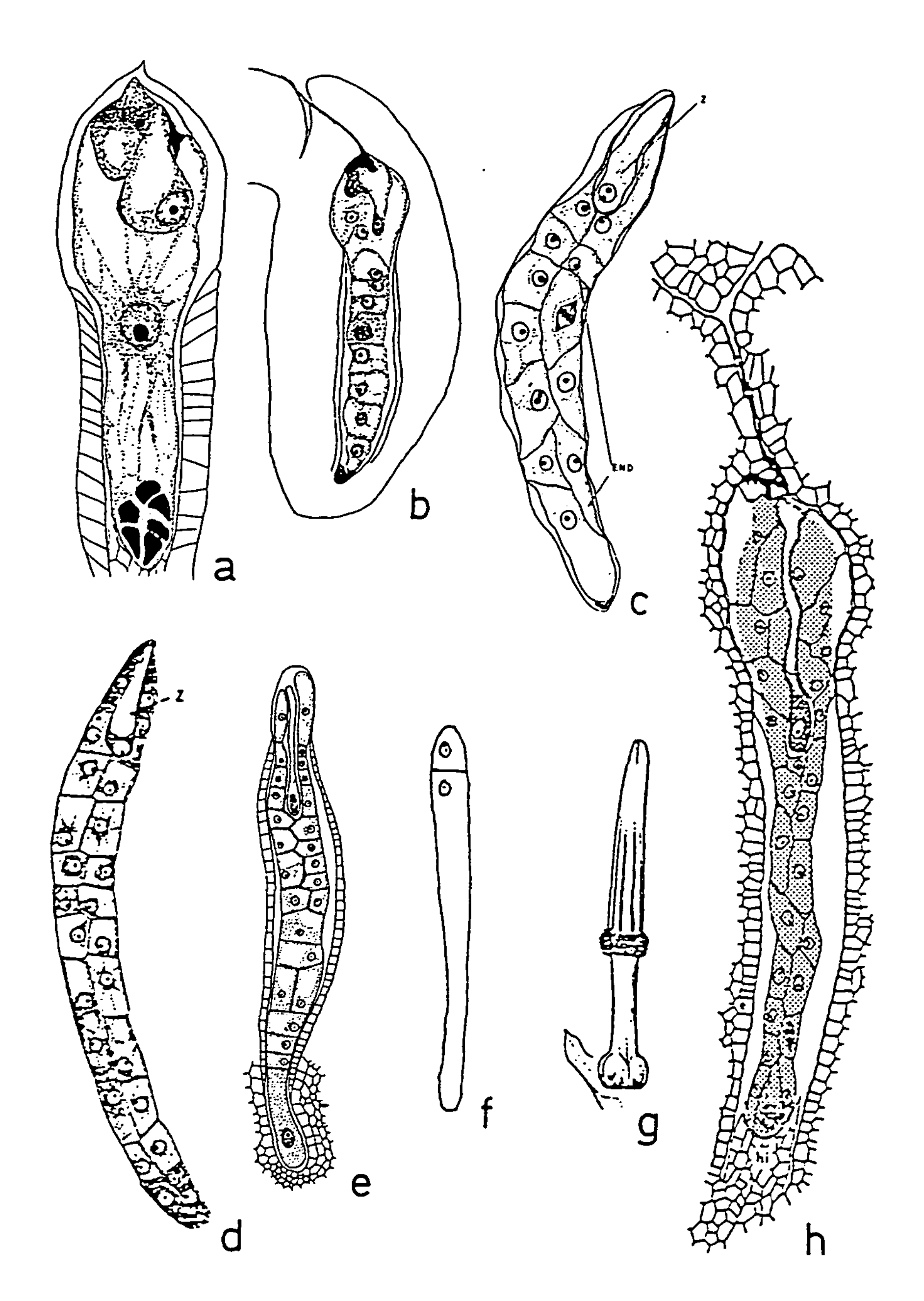


Fig.16. *Heliotropioideae* (a-c,g,h) und *Ehretioideae* (d-f). a,b) *Heliotropium europaeum*, nach SVENSSON. a) Befruchteter Embryosack, die chalazale Hälfte vom Integumenttapetum umschlossen; x 260. b) Längsschnitt durch die Samenanlage; Endospermzellen in einer Reihe; x 135. c) *Heliotropium scabrum*. Endospermstadium etwas älter, in zwei Zellreihen; x 700, nach KHALEEL 1978 a. d) *Ehretia ovalifolia*. Endosperm in zwei langen Zellreihen; Zygote verlängert; x 400, nach RAO & RAO 1984. e,f) *Coldenia procumbens*, nach VENKATESWARLU & ATCHUTARAMAMURTI. e) Zelluläres Endosperm, größtenteils vom Integumenttapetum eingeschlossen; Zygote stark verlängert; x 150. f) Zweizelliger Proembryo mit kleiner apikaler und langer basaler Zelle; x 562. g,h) *Ixorhea tschudiana*, nach FULVIO 1978. g) Gynoeceum, Narbe ähnlich der von *Heliotropium*; x 15. h) Vielzelliges Endosperm, begrenzt von Zellen des Integumentes; Zygote stark verlängert; in der Mikropyle noch Reste des Pollenschlauches, darüber Teile des Obturators; x 220. - Z = Zygote, End = Endosperm.

Endosperm. Zellulär.

Cordioideae: Vermutlich zellulär mit terminalen Haustorien bei *Cordia trichotoma* und *Patagonula americana* (FULVIO 1981).

Ehretioideae: Zellulär bei *Coldenia procumbens*, *Ehretia laevis*, *E. ovalifolia*, *E. microphylla*, *Rotula aquatica*.

Heliotropioideae: Zellulär bei *Heliotropium curassavicum*, *H. europaeum*, *H. indicum*, *H. scabrum*, *H. strigosum*, *Ixorhea tschudiana*.

Bei den *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* werden bei den ersten Endospermteilungen meist nur Querwände gebildet, so daß eine Reihe von vier oder mehr (bei *Ehretia laevis* 6-7, bei *Heliotropium* 6-8) Zellen entsteht (Fig. 16 b), ehe Längswände angelegt werden. Junge Endospermstadien zeigen in Längsschnitten häufig zwei lange Zellreihen (Fig. 16 c, d; z.T. auch e, h.). Bei *Heliotropium scabrum* und *Coldenia procumbens* kann bereits bei der zweiten Endospermteilung in der mikropylaren Endospermzelle eine Längswand gebildet werden, doch zeigen spätere Stadien die typische Gestalt des jungen Endosperms (Fig. 16 c, e) dieser beiden Gruppen.

Ein mikropylares und ein chalazales Haustorium (beide meist 4-zellig) werden zwar bei den *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* wiederholt angegeben, sie sind aber nach den beigegebenen Figuren meist nicht als typisch zu bezeichnen, jedenfalls nicht aggressiv (Fig. 16 c, d, e, h.). Ein typisches mikropylares Haustorium findet sich nur bei *Heliotropium curassavicum*, *H. indicum* (PAL) und *H. europaeum* (SVENSSON). Bei letzterer Art sind die Kernteilungen oft nicht von Wandbildung begleitet. Von geringerer Bedeutung, scheint das mikropylare Haustorium von *H. scabrum* (KHALEEL 1978 a) zu sein. - Das chalazale Haustorium (wenn überhaupt vorhanden) ist stets bedeutungslos und meist 4-zellig; nur bei *Coldenia procumbens* ist es einzellig und zweikernig (Fig. 16 e).

Embryo. Nach FULVIO (1981) verlängert sich die Zygote von *Cordia trichotoma* und *Patagonula americana* sehr bedeutend. Auch der Suspensor ist sehr lang.

Bei *Coldenia procumbens* (*Ehretioideae*), den untersuchten *Heliotropium*-Arten und *Ixorhea* verlängert sich ebenfalls die Zygote ziemlich bedeutend, ehe sie sich in eine kleine apikale und eine lange basale Zelle teilt (Fig. 16 b-f, h). Jede dieser beiden Zellen kann sich durch eine Querwand teilen, so daß eine Reihe von vier Zellen entsteht. Diese können das Ausgangsstadium sowohl des Chenopodium-Typus (*Coldenia procumbens*, *Heliotropium indicum*, *H. peruvianum*, *H.supinum*, *Ixorhea tschudiana*, *Rotula aquatica*) als auch das des Solanum-Typus (*Heliotropium curassavicum*, *H. ovalifolium*, *H. strigosum*) sein. Die apikale Tochterzelle der Zygote kann sich auch durch eine Längswand teilen, so daß eine T-förmige proembryonale Tetrade entsteht, wie es bei dem Onagraceae-Typus der Fall ist (*Ehretia microphylla*, *E. laevis*, *Heliotropium scabrum*).

Der Suspensor besteht stets aus einer langen, mehrzelligen Reihe.

Samen.

Cordioideae: Bei *Cordia* sind die Kotyledonen gefaltet, und zwar entweder längs, unregelmäßig oder fächerförmig; Endosperm fehlt.

Ehretioideae: Die Kotyledonen sind nur bei *Saccellium* längs gefaltet und die Radicula ist kurz (GÜRKE). Bei den übrigen Gattungen sind die Kotyledonen flach und meist eiförmig. Sie sind bei *Ehretia anacua* auffallend kürzer, bei *Coldenia* etwas länger als die Radicula (MARTIN). Bei *Ehretia laevis* sind im reifen Samen 3-4 Endospermschichten vorhanden.

Heliotropioideae: Die Kotyledonen sind bei *Heliotropium scabrum* (Fig. 17 c) und *H. curassavicum* etwas kürzer, bei *Tournefortia gnaphalodes* etwas länger als die Radicula. Endosperm ist reichlich vorhanden.

Samenschale. Bei den *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* besteht das Integument aus etwa 7-9 Zellschichten, die nach der Befruchtung nicht vermehrt werden (Fig. 17 f). Bis zur Reife gehen allmählich alle Schichten zugrunde und nur die äußeren Epidermiszellen bleiben erhalten (Fig. 17 e, g, h). Ihre Außenwände sind dünn, aber die inneren Tangential- und die Radialwände werden schon in frühen Stadien U-förmig verdickt (*Ehretia laevis*, *Rotula aquatica*, *Heliotropium*-Arten, *Ixorhea tschudiana*) (Fig. 17 b, e, f, g, h).

Perikarp. Im Gegensatz zum Integument nimmt bei den *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* die Zahl der Zellschichten der Karpellwand nach der Befruchtung bedeutend zu (vgl. Fig. 17 a, b), z.B. bei *Heliotropium scabrum* von 7-8 auf 15-16 Zellschichten, bei *Ehretia laevis* noch auf weitaus mehr Schichten. Das reife Perikarp ist deutlich gegliedert (Fig. 17 b, d). An die dünnwandige, äußere Epidermis (Exokarp) schließt das Mesokarp an, bestehend aus ein bis mehreren (je nach Art und Lage) Schichten großlumiger, dünnwandiger Zellen; das Endokarp ist vielschichtig (je nach Art 7-10-15 Zellschichten) und verholzt; es bildet die Schutzschichte um den Samen.

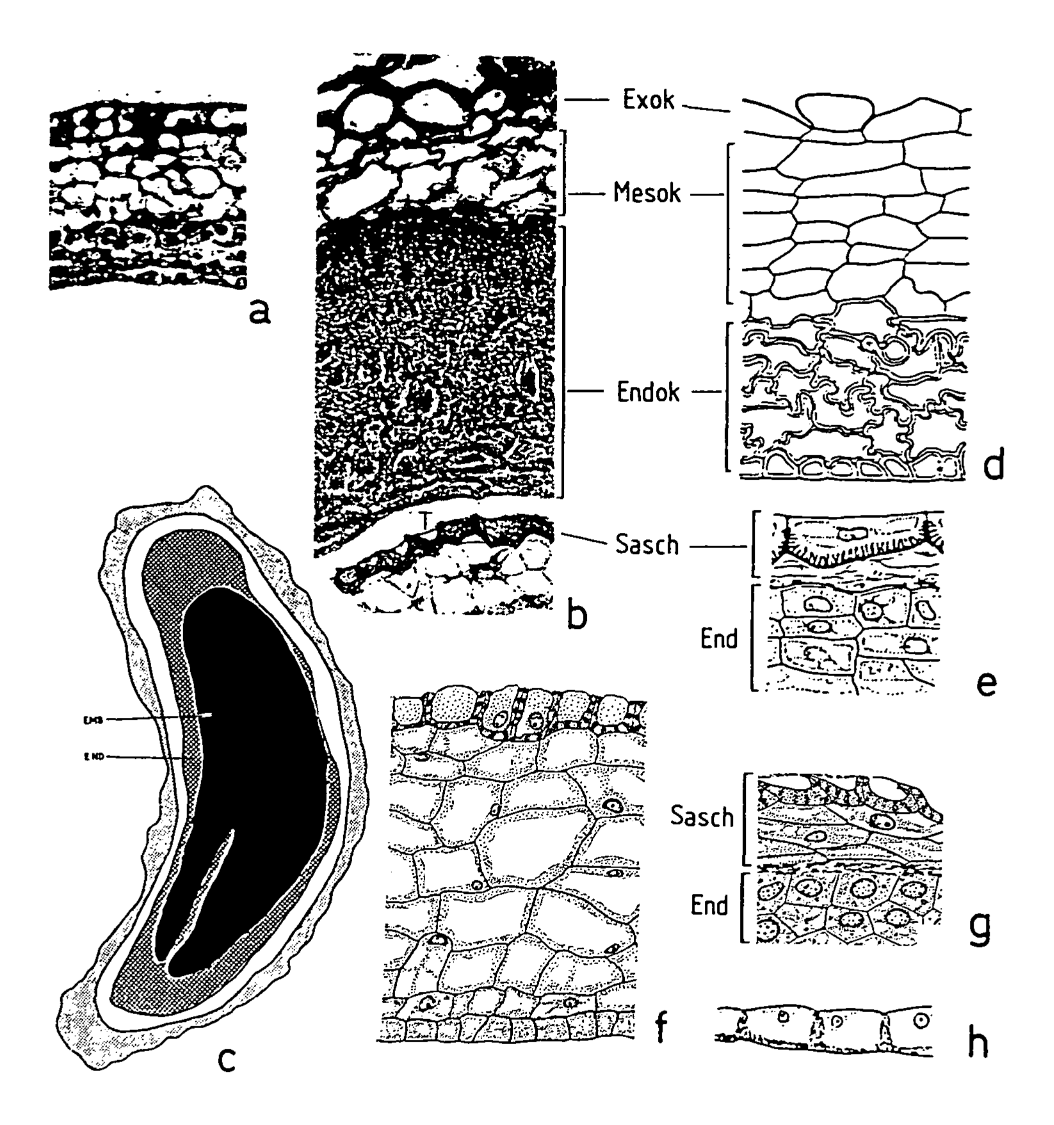


Fig.17. *Heliotropioideae* (a-e) und *Ehretioideae* (f-h). a,b) *Heliotropium supinum*, nach HILGER 1987. a) Junge Fruchtwand; x 320. b) Differenziertes Perikarp, das Endokarp besonders stark entwickelt; Samenschale mit U-förmig verdickten Epidermiszellen; x 160. c) *Heliotropium scabrum*. Reife Teilfrucht; x 157, nach KHALEEL 1978 a. d,e) *Ixorhea tschudiana*, nach FULVIO 1978. d) Perikarp mit mehrschichtigem Endokarp aus dickwandigen Zellen; x 240. e) Samenschale, bestehend aus den äußeren, U-förmig verdickten Epidermiszellen und degenerierten Integumentschichten; angrenzend Endospermschichten; x 400. f,g) *Ehretia laevis*, nach JOHRI & VASIL. f) Integument aus einem jüngeren Stadium der Samenentwicklung; äußere Epidermiszellen bereits mit verdickten Radial- und inneren Tangentialwänden; x 265. g) Fast reife Samenschale; die inneren Integumentschichten größtenteils aufgelöst; x 265. h) *Rotula aquatica*, nach NAGARAY & FATHIMA 1971. Samenschale. - End = Endosperm, Endok = Endokarp, Exok = Exokarp, Int = Integument, Mesok = Mesokarp, Sasch = Samenschale.

3. Zusammenfassende systematische Bemerkungen

Die *Cordioideae* scheinen mehr abseits zu stehen (Kotyledonen im Samen gefaltet, an den Keimlingen gekerbt; GAVIRIA 1987).

Ob die *Ehretioideae* eine einheitliche Gruppe bilden, müssen künftige Untersuchungen entscheiden. Einige angegebene Merkmale von *Saccellium* (basale, fast orthotrope Samenanlagen; längs gefaltete Kotyledonen im reifen Samen; nach ERDTMAN (1952) auch pollenmorphologisch abweichend) deuten auf eine isolierte Stellung hin.

Ehretia und *Rotula* (*Ehretioideae*) stehen *Heliotropium* und *Ixorhea* (*Heliotropioideae*) sehr nahe. Diese Gattungen stimmen in folgenden Merkmalen überein: 2-zellige Pollenkörner; hängende Samenanlagen; Integumenttapetum vorhanden; keine Integumentgefäße; Deckzellen entweder vorhanden oder durch perikline Teilungen der Nuzellusepidermis vorgetäuscht; Verschmelzung der Polkerne vor der Befruchtung; zelluläres Endosperm; bei den ersten Teilungen werden meist nur Querwände gebildet, so daß eine Reihe von vier (oder mehr) Zellen entsteht; terminale Endospermhaustorien werden wiederholt angegeben (allerdings höchstens das mikropylare Haustorium typisch ausgebildet; oft auch dieses, stets aber das chalazale Haustorium - wenn überhaupt vorhanden - von geringer Bedeutung); die Zygote verlängert sich vor ihrer Teilung; reifer Samen mit mindestens 3-4 (auch mehr) Endospermschichten; die Radicula etwa so lang wie die Kotyledonen, selten kürzer; Samenschale nur aus der äußeren Epidermis bestehend, deren Zellen mit dünner Außenwand und U-förmigen Verdickungen der radialen und inneren tangentialen Wände versehen sind; das Perikarp ist differenziert in ein einschichtiges Exokarp, ein ein- bis mehrschichtiges, großzelliges Mesokarp (beide mehr oder weniger dünnwandig) und ein sehr charakteristisches, vielschichtiges, verholztes Endokarp.

In allen diesen Merkmalen unterscheiden sich die *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* ganz auffallend von den *Boraginoideae* (bzw. *Boraginaceae* s.str.) (vgl. Tab. 1). Außerdem fehlen den *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* die (für zahlreiche *Boraginaceae* s.str. charakteristischen) Basal- und Hohlschuppen[6] in der Korolle, und ihr Griffel ist endständig. Die *Heliotropioideae* - *Heliotropium* (vgl. HESLOP-HARRISON 1981), *Ixorhea* (FULVIO 1978), *Ceballosia* (HILGER 1989) - sind durch eine ganz eigenartige, kegelförmige Narbe charakterisiert (Fig. 16 g).

Ferner sei noch vermerkt, daß alle *Cordioideae*, die meisten *Ehretioideae* (mit Ausnahme der Gattung *Coldenia* und einigen Arten von *Halgania*) und die *Heliotropioideae* (mit Ausnahme der krautigen *Heliotropium*-Arten) Holzpflanzen sind, jedoch bei den *Boraginaceae* s.str. die krautigen Pflanzen weitaus überwiegen.

VIII. Schlussbetrachtung: Die *Limnanthaceae*, eine den *Boraginaceae* s.str. nahestehende Familie

HOFMANN & LUDEWIG (1985, Tab. 2) vergleichen *Limnanthes douglasii* mit den Gattungen *Oxalis*, *Geranium*, *Tropaeolum*, *Impatiens* und *Coriaria* und kommen dabei zu keinem systematisch befriedigenden Ergebnis, wie eingangs schon erwähnt wurde.

Wenn jedoch die gleichen Merkmale, die HOFMANN & LUDEWIG in ihrer Tab. 2 anführen, zu einem Vergleich der g a n z e n Familie der *Limnanthaceae* (und nicht nur auf *Limnanthes douglasii* beschränkt) mit der g a n z e n Familie der *Boraginaceae* s.str. herangezogen werden, zeigt sich eine weitgehende, jedenfalls bessere Übereinstimmung als mit den oben angeführten Gattungen (Familien), nämlich:

"Einjährige Kräuter" (wie bei allen *Limnanthaceae*) kommen bei den *Boraginaceae* s.str. sehr häufig vor; die Merkmale "wechselständige Blätter", "Stipel fehlend" treffen für

---

[6] GÜRKE (1897) gibt allerdings für *Coldenia* sect. III Hohlschuppen an, und auch nach JOHNSTON (1951, S. 12) sind"faucal appendages in the corolla of a few species" vorhanden.
JOHNSTON bemerkt außerdem, daß die Gattung *Coldenia* "shows many approaches to the highly evolved *Boraginoideae*. No other genus in the *Cordioideae*, *Heliotropioideae* or *Ehretioideae* shows such close relationship with that subfamily".
Embryologisch untersucht wurde bisher nur *C. procumbens*, die einzige Art, die in der Alten Welt vorkommt und die GÜRKE in die Sect. I stellt. Ihre Endospermentwicklung läßt an der Zugehörigkeit zu den *Ehretioideae-Heliotropioideae* kaum zweifeln. JOHNSTON (1956, S. 298) stellte deutliche pollenmorphologische Unterschiede zwischen *C. procumbens* und den amerikanischen *C.*-Arten fest. Von besonderem Interesse wären daher embryologische Untersuchungen (auch des Perikarps!) der amerikanischen Arten.

beide Familien zu; "unilakunäre Knoten" wurden auch bei *Anchusa officinalis* und *Borago officinalis* festgestellt (NEUBAUER 1977, 1981); "Wurzelwerk bei Einjährigen sekundär homorrhiz" könnte möglicherweise auch bei einigen *Boraginaceae* s.str. auf diese Weise entstehen (s.S 23); weitere Merkmale von *Limnanthes douglasii* finden sich auch bei einigen Vertretern der *Boraginaceae* s.str.: "Blüten einzeln, vorblattlos, in den Achseln von Laubblättern, an Haupt- und Seitenachsen offene, terminale Trauben bildend" (s.S. 23); "Kelch valvat", außerdem bleibend (s.S. 23); "Blumenkrone rechts gedreht" (s.S. 24); "Pollenkörner zweikernig, 2-syncolpat" (s.S. 21 und S. 32).

Beiden Familien gemeinsam sind die "verwachsenen Fruchtblätter, der verwachsene, gynobasische Griffel"; die "unitegmische, tenuinuzellate Samenanlage" und die "Frucht, die in einsamige Nüßchen zerfällt" (s.S. 24 usf.).

In einigen bei HOFMANN & LUDEWIG angeführten Merkmalen unterscheiden sich jedoch die *Limnanthaceae* von den *Boraginaceae* s.str.:

	Limnanthaceae	*Boraginaceae* s.str.
Blätter:	fiederig geteilt	einfach
Androeceum:	diplostemon (mitunter haplostemon)	haplostemon
Zahl der Fruchtblätter:	5 (auch 4, 3)	2, selten mehr oder nur 1
Zahl der Samenanlagen in jedem Fruchtblatt:	1	2

In den vorangegangenen Ausführungen wurde jedoch darzulegen versucht, daß diese Unterschiede möglicherweise gar nicht so schwerwiegend sind, wie es den Anschein hat.

So sind bei den *Limnanthaceae* - im Unterschied zu den gefiederten Folgeblättern - die Kotyledonen an den Keimlingen einfach, herzförmig, ganzrandig und sehr lang gestielt. Sie sind also den Kotyledonen und Blättern einiger *Boraginaceae* s.str. sehr ähnlich (s.S. 28).

Einige Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Hohlschuppen der *Boraginaceae* s.str. dem inneren (fehlenden) Staubblattkreis entsprechen bzw. vielleicht auf einen solchen zurückgeführt werden könnten (s.S. 30 usf.). Hier seien auch noch Strukturen (Nektarien?) erwähnt, die sich bei den *Limnanthaceae* stets am Grund der Filamente des äußeren Staubblattkreises befinden und die möglicherweise den "Basalschuppen" (am Grunde der Blumenkronröhre oder auch am Grunde der Filamente) vieler *Boraginaceae* s.str. vergleichbar sind (s.S. 29 usf.).

Beide Familien zeigen in der Entwicklung und im Aufbau des Gynoeceums große Übereinstimmung. Die größere Zahl der Karpelle bei den *Limnanthaceae* verliert an Bedeutung, da auch innerhalb der *Boraginaceae* s.str. einzelne Vertreter mehr als zwei Karpelle besitzen; so werden bei *Zoelleria* (= *Trigonotis*) *procumbens* 10 "Nüßchen", bei *Trigonotis pleiomera* 8-10 "Nüßchen" ausgebildet (s.S. 25).

Daß die Karpelle der *Limnanthaceae* nur je eine einzige Samenanlage und keinen Dorsalmedianus aufweisen, könnte darauf schließen lassen, daß jedes *Limnanthaceae*-Karpell nur einem "halben" Karpell der *Boraginaceae* s.str. entspricht. Dieser Gedanke liegt nahe, da bei den *Boraginaceae* s.str. wiederholt Heterokarpie und Unterdrückung eines Karpells oder einer Karpellhälfte bis zur Einsamigkeit beobachtet wurden (s.S. 25).

Den bei HOFMANN & LUDEWIG (1985, Tab. 2) angeführten Merkmalen können jedoch weitere - vor allem embryologische - Merkmale hinzugefügt werden, die sich sowohl bei den *Limnanthaceae* als auch bei den *Boraginaceae* s.str. (entweder bei allen oder nur bei einzelnen Vertretern) finden (s.S. 21 usf.; Tab. 1): Fehlen eines Integumenttapetums; Vorkommen von Integumentgefäßen, die sich verzweigen; die Ausbildung des befruchtungsreifen Embryosackes; ähnliche Tendenzen und Entwicklungen bei einzelnen Vertretern in beiden Familien, wie die Bildung eines Divertikels des Embryosackes,

Vergrößerung der persistierenden Synergide, nukleäres Endosperm und eingeschränkte Bildung von Endospermgewebe (das bei den *Limnanthaceae* gänzlich fehlt).

Beide Familien stimmen auch im Bau des Samens weitgehend überein: Der Embryo nimmt bei den *Limnanthaceae* den ganzen Samenraum ein, bei den *Boraginaceae* s.str. ganz oder fast ganz; die stets großen Kotyledonen sind bei den *Limnanthaceae* vom "Investing-type", der auch bei Vertretern der *Boraginaceae* s.str. vorkommt; die Radicula ist stets sehr kurz. - Auch die Samenschale und das Perikarp (möglicherweise auch die Mikroskulpturierungen an der Außenwand der Epidermiszellen des Perikarps) weisen ähnliche Züge auf (s.S. 9; 21).

Ferner ähnelt die Ausbildung der Narbe und Narbenpapillen von *Limnanthes* gewissen Narbentypen der *Boraginaceae* s.str. (s.S. 27).

Anschließend sei hier aber auch auf die Unterschiede der Blumenkrone hingewiesen: choripetal bei den *Limnanthaceae*, sympetal bei den *Boraginaceae* s.str. Es ist jedoch zu bemerken, daß die Blumenkronröhre der *Boraginaceae* s.str. ganz verschieden lang, bei einigen Vertretern sogar sehr kurz ist (s.S. 24).

Was die Behaarung anbelangt, fehlt diese zwar meistens, aber durchaus nicht bei allen *Limnanthes*-Arten; anderseits sind nicht alle *Boraginaceae* s.str. behaart (s.S. 22).

HOFMANN & LUDEWIG (1985, Tab. 2) ziehen bei ihrem Vergleich von *Limnanthes douglasii* mit 5 anderen Gattungen (aus 5 verschiedenen Familien) auch chemische Merkmale heran, ohne zu einem greifbaren Ergebnis zu gelangen. Das Vorkommen von Senfölglucosiden und Myrosinzellen bei *Limnanthes* wurde wiederholt hervorgehoben und beeinflußte sogar R. DAHLGRENs (1975, 1977, 1983; G. DAHLGREN 1989) systematische Auffassungen (s.S. 3). Die Beurteilung, ob Beziehungen zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginaceae* sich vielleicht auch chemisch nachweisen lassen, muß weiteren Untersuchungen von berufener Seite überlassen bleiben. Neben Übereinstimmungen (z.B. Fehlen von Ca-Oxalat; Vorkommen von Gerbstoffidioblasten, Kaffeesäure, Flavonoiden) sind auch Unterschiede festzustellen (z.B. Myricetin und Ellagsäure bei *Limnanthes* vorhanden, bei den *Boraginaceae* s.str. fehlend) (HEGNAUER 1964, 1966; MANSOUR & SALEH 1986; PARKER & BOHM 1979; über chemische Besonderheiten der *Boraginaceae* s.str. vgl. auch KINZEL 1989).

Herr Univ. Prof. Dr. H.-D. BEHNKE (Univ. Heidelberg) unterzog sich der Mühe, *Limnanthes* nachzuuntersuchen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle vielmals danke. Die Plastiden der Siebröhren von *Limnanthes* und die der *Boraginaceae* s.str. gehören dem weitverbreiteten S-Typus an, aber die "*Limnanthes*-Siebelemente zeigen keine Anzeichen von Kernkristallen" (briefliche Mitteilung), die in mehreren Gattungen der *Boraginaceae* s.str. (sonst aber bei den Angiospermen nur selten) nachgewiesen wurden (BEHNKE 1984).

Auch die Zahl der Chromosomen gibt keine eindeutigen Hinweise, Beziehungen zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginaceae* s.str. anzunehmen oder auszuschließen (s.S. 33 usf.).

In Tab. 1 werden vorwiegend embryologische Merkmale der *Limnanthaceae* mit denen der *Boraginaceae* s.str. (= *Boraginoideae* sensu GÜRKE) und denen der Unterfamilien *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* der *Boraginaceae* s.l. (sensu GÜRKE) verglichen. Die Übereinstimmung der *Limnanthaceae* mit den *Boraginaceae* s.str. - nicht nur in den embryologischen Merkmalen, sondern auch in einer Anzahl der oben angeführten nicht embryologischen Merkmale - spricht für enge Beziehungen zwischen diesen beiden Familien; doch sind die Unterschiede bedeutsam genug, um die *Limnanthaceae* als eigene Familie bestehen zu lassen. - Dagegen sind die Unterschiede zwischen den *Boraginaceae* s.str. einerseits und den Gruppen um *Cordia*, *Ehretia* und *Heliotropium* anderseits (s.S. 39 usf. und Tab. 1) sicher viel tiefgreifender als die zwischen den *Boraginaceae* s.str. und den *Limnanthaceae*. Wenn daher namhafte Autoren (s.S. 34) die Ansicht vertreten, daß die *Cordioideae*, *Ehretioideae*, *Heliotropioideae* und *Boraginoideae* (bzw. *Boraginaceae* s.str.) eine gemeinsame Familie bilden oder als getrennte Familien der gleichen Ordnung angehören (was gar nicht so sicher erscheint und weiterer Untersuchungen bedarf), dann ist es auch berechtigt, die *Limnanthaceae* in die gleiche Ordnung wie die *Boraginaceae* s.str. und unmittelbar neben diese zu stellen.

	Limnanthaceae	*Boraginaceae* s.str.	*Ehretioideae* und *Heliotropioideae*	*Cordioideae*
Pollenkorn				
junge Mikrosporen	heteropolar, im Äquator eingeschnürt	*bei einigen Arten:* heteropolar, im Äquator eingeschnürt		
reifes Pollenkorn	2-zellig	selten 2-zellig, meist 3-zellig	2(selten 3)-zell.	2- od. 3-zell. (je nach Art)
pollenmorphol.	eigenartig (2-syncolpat ?)	sehr verschieden, selten 2-colpat, bis 12-colporat, z.T. mit Pseudocolpi	meist 3-colporat (auch mit Pseudocolpi)	3-colporat
Karpelle	meist 5, auch 4, 3	2, sehr selten mehr oder nur 1	2	2
Samenanlagen				
je Karpell	1	2, s. selten 1	2	2
Stellung	basal		**apical, hängend**	
Nuzellus	tenuinuzellat		tenuinuzellat	
Deckzellen	keine		keine od. **vorhanden**	
Epidermiszellen am Nuzellusscheitel	nie geteilt		**geteilt** oder nicht get.	
Integument	1		1	
Zellschichten	14-16 (-20)	10-15 (-19)	**7-9**	7 ?
I.-Tapetum	nicht differenziert		**differenziert**	
I.-Gefäße	vorhanden und verzweigt		**nicht vorhanden**	
Embryosack				
Entwicklung	aus 2 Megasporen (der chalazale Dyadenkern degen.)	Normal(= Polyg.)-Typus selten bisporisch	Normal(= Polyg.)-Typus selten bisporisch	selten Tendenz zu bispor. Entwicklg.
Synergiden	gut entwickelt		normal	
Syn. nach der Befruchtung	eine persistiert, bei *Limn. dougl.* hypertroph.	häufig persist. eine, mitunter auch hypertroph.	**nie hypertrophiert**	
Polkern-verschmelzung	spät	spät, meist erst bei der Befruchtung	**vor der Befruchtung**	
Antipoden	1, selten 2 od.3 Kerne, früh degen. (nie Zellen)	3 Kerne oder Zellen unbedeutend, früh degen.	3 (selten 6) Zellen unbedeutend, aber z. Zt. d. Befru. noch vorhanden	3 Zellen unbedeutend
seitliches Divertikel des Embryosackes	bei *Floerkea*	bei einigen *Anchuseae*	**nicht vorhanden**	

Tabelle 1: Vergleich der *Limnanthaceae* mit den *Boraginaceae* s. str. (= *Boraginoideae* sensu GÜRKE) und den Unterfamilien *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* der *Boraginaceae* s.l. (sensu GÜRKE) auf Grund embryologischer und anderer Merkmale.

	Limnanthaceae	*Boraginaceae* s.str.	*Ehretioideae* und *Heliotropioideae*	*Cordioideae*
Endosperm	nukleär	selten nukleär, meist intermediär, s. selten zellulär (Wände d. ersten 2 Tlgen längs od. schräg)	**zellulär (Wände d. ersten Teilungen vorwieg. quer, Reihe v. 4, auch 6-8 Z.)**	vermutlich zellulär
Haustorien	keine		**mikropyl. u. chalaz. H.** meist je 4-zell., nicht aggressiv, selten mehrkernig	
spätere Stadien	nie Zellbildg.	End.gewebe füllt den Embryosack meist aus, seltener verbleibt ein Hohlraum		
im reifen Samen	kein Endosp.	meist 1-2 Schichten oder auch fehlend	**3-4(auch mehr)** Schichten	kein Endosp.
Embryo				
Zygote	nicht verlängert		**verlängert**	
proembr. Tetraden	verschieden	sehr verschieden	linear od. T-förmig	
Suspensor	1 kurze Reihe von 3-4(selten bis 9) Zellen	meist 1 kurze Reihe, seltener 2 u. mehr R., od. fehlend	1 mehrzell. Reihe	
Kotyledonen	in den Hohlraum d. Embryosackes wachsend	meist in d. End.gewebe, seltener in d. Hohlraum wachsend		
K. im reifen Samen	groß, fleischig, Investing-Typ (bei einigen Arten)		**etwa so lang wie d. Radicula** (seltener etwas kürzer o. länger), **bei *Saccellium* gefaltet**	**gefaltet**
Radicula im reifen S.	sehr kurz			
Keimlinge				
Kotyledonen	bei einigen Arten: ungeteilt, herzförmig, ganzrandig, lang gestielt			**am Rande gekerbt,** gestielt
Samenschale	unbedeutend			
Integumentschichten nach d. Befrucht.	nicht vermehrt		nicht vermehrt	
äußere Epidermiszellen	Wände wenig u. gleichmäßig verdickt	Außen- u. Innenwände nur etwas verdickt	**Außenwände dünn, Radial- u. Innenw. U-förmig verdickt**	
weitere Zellschichten	etwa 4-5 erhalten, d. übrigen kollabiert	einige erhalten, die meisten (oft alle) koll.		

Tabelle 1 (Fortsetzung)

	Limnanthaceae	*Boraginaceae* s.str.	*Ehretioideae* und *Heliotropioideae*	*Cordioideae*
Karpellwand				
Zahl d. Zellschichten vor d. Befruchtung	5-7	etwa 6-10	etwa 7-8	
nach d. Befruchtung	nur stellenweise vermehrt u. Erhebungen bildend	± nur stellenw. vermehrt, Erhebungen (auch Glochidien) bildend	**stark vermehrt**	
Perikarp				
äußere Epidermiszellen (Exokarp)	Wände ± gleichmäßig verdickt	Wände ganz verschieden, oft sehr stark verdickt, meist sklerenchymatis.	**± dünnwandig**	
subepidermale Z.	Wände ± gleichmäßig verdickt	nur bei d. *Lithospermeae* sklerenchymatisiert	**± dünnwandig**	
Mesokarp	2-3 Zellschichten ± erhalten; keine weitere Differenzierg.	± kollabierte Zellschichten	**± dünnwandig**	
Endokarp	nicht differenz.	nur bei *Cynoglosseae* u. *Eritricheae* die innere Epidermis mit U-förmig verdickten Wänden	**mehrschichtig, stark verholzte Zellwände**	
Mikroskulpturen an d. Außenwand d. äuß. Epidermis	vorhanden, viell. ähnlich den Protuberanzen (u.a.) der *Boraginac.* s.str.	vorhanden: Protuberanzen, Mikropapillen, Mikrowarzen		
Griffel	gynobasisch		**terminal**	
Früchte	in Teilfrüchtchen zerfallend 5,4,3 Teilfrüchtchen (Nüßchen)	in d. Regel 4 Teilfr. (Nüßchen), mitunter reduz. auf 3,2 u.1; s.selten 8-10	**trockene Steinfrüchte**, in 4 Teile zerfallend	**fleischige Steinfrüchte**
Wuchsform	einjährige Kräuter	vorwiegend Kräuter (ein- u. mehrjährig), auch kl. Sträucher	**vorw. Holzpflanzen**, aber auch Kräuter	**Bäume**

Tabelle 1 (Schluß)

IX. Zusammenfassung

Embryologische und andere Merkmale sprechen für enge Beziehungen zwischen den *Limnanthaceae* und den *Boraginaceae* s.str. (= *Boraginoideae* sensu GÜRKE 1897) (Tab. 1):

1. Die *Limnanthaceae* weisen einige wesentliche embryologische Merkmale auf, die sich bei a l l e n *Boraginaceae* s.str. finden (tenuinuzellate Samenanlage mit einem einzigen vielschichtigen Integument; kein Integumenttapetum; verzweigte Integumentgefäße). Ferner finden sich einige weitere embryologische Mekmale der *Limnanthaceae* auch innerhalb der *Boraginaceae* s.str., jedoch nur bei einigen Vertretern (zweizellige Pollenkörner; ein seitliches Divertikel des Embryosackes; eine nach der Befruchtung

persistierende und sich vergrößernde Synergide; nukleäres Endosperm; reifer Embryo von MARTINs "Investing-type"). - Die Entwicklung der Samenschale und des Perikarps weist in beiden Familien ähnliche Züge auf.

2. Auch einige n i c h t embryologische Merkmale der *Limnanthaceae* finden sich bei (fast) a l l e n *Boraginaceae* s.str. (ein verwachsener, gynobasischer Griffel; ein postfloral persistierender Kelch; Frucht in einsamige Teilfrüchtchen zerfallend). Außerdem finden sich noch einige weitere, nicht embryologische Merkmale der *Limnanthaceae* auch innerhalb der *Boraginaceae* s.str., jedoch nur bei einigen Vertretern (langgestielte Einzelblüten; ähnliche Ausbildung der Narbe und Narbenpapillen). Was die Behaarung betrifft, gibt es einerseits neben meist kahlen auch behaarte *Limnanthes*-Arten, anderseits innerhalb der *Boraginaceae* s.str. einzelne kahle Arten und Gattungen.

3. Das Verbreitungsgebiet der *Limnanthaceae* (Nordamerika, vorwiegend Kalifornien) fügt sich in das (neben dem mediterranen) zweite große, in Kalifornien gelegene Verbreitungsgebiet der *Boraginaceae* s.str. gut ein.

4. Die *Limnanthaceae* unterscheiden sich jedoch von den *Boraginaceae* s.str. durch ihre fiederig geteilten Blätter, die choripetale Blumenkrone, das diplostemone Androeceum, die größere Zahl der Karpelle (3-5) mit nur je einer Samenanlage in jedem Karpell. Verschiedene Kriterien sprechen dafür, daß diese Unterschiede nicht von so schwerwiegender Bedeutung sind, wie es den Anschein hat:
   a) So sind die Keimblätter der *Limnanthaceae* ungeteilt, ganzrandig und denen der *Boraginaceae* s.str. sehr ähnlich.
   b) Die choripetale Blumenkrone der *Limnanthaceae* fügt sich in die große Variationsbreite der Blumenkronröhre (lang bis sehr kurz) der *Boraginaceae* s.str. ohne weiteres ein.
   c) Einige Beobachtungen lassen darauf schließen, daß die Hohlschuppen der *Boraginaceae* s.str. möglicherweise dem inneren Staubblattkreis entsprechen, daß also das haplostemone Androeceum der *Boraginaceae* s.str. auf ein diplostemones (wie bei den *Limnanthaceae*) zurückgeführt werden könnte.
   d) Was die unterschiedliche Zahl der Karpelle und der Samenanlagen je Karpell betrifft, gibt es innerhalb der *Boraginaceae* s.str. einerseits ganz vereinzelt auch Arten mit mehr als zwei Karpellen (*Trigonotis*, [= *Zoelleria*] *procumbens*, *T. pleiomera*), und anderseits auch Arten, bei denen eine Karpellhälfte reduziert wird und daher nur ein Samen in jedem Karpell vorhanden ist, wie es bei den *Limnanthaceae* die Regel ist.
   e) Die morphologisch eigenartigen Pollenkörner der *Limnanthaceae* lassen sich möglicherweise in die sehr große Variationsbreite der Pollenkörner der *Boraginaceae* s.str. einfügen. Insbesondere zeigen junge Mikrosporen beider Familien eine gewisse Ähnlichkeit (eine äquatoriale Einschnürung).

5. Die embryologischen Merkmale der *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* (Unterfamilien der *Boraginaceae* sensu GÜRKE 1897) lassen darauf schließen, daß die *Cordioideae* vermutlich etwas abseits stehen, daß aber die *Ehretioideae* (insbesondere *Ehretia*, *Rotula*) und die *Heliotropioideae* (*Heliotropium*, *Ixorhea*) miteinander nahe verwandt sind. Dafür spricht auch die Ausbildung des Perikarps (besonders des Endokarps). Zwischen diesen drei Unterfamilien einerseits und den *Boraginaceae* s.str. anderseits besteht eine weitaus größere Kluft als zwischen den *Boraginaceae* s.str. und den *Limnanthaceae* (Tab. 1).

6. Die *Limnanthaceae* sind zweifellos eine selbständige Familie, die aber den *Boraginaceae* s.str. sehr nahesteht und unmittelbar neben diese in die gleiche Ordnung gestellt werden sollte.

X. Summary

On the systematic position of the *Limnanthaceae*. A comparison with the *Boraginaceae* s.str (= *Boraginoideae* sensu GÜRKE 1897), starting from the embryology.

Embryological and some other characters suggest closer relationships between the *Limnanthaceae* and *Boraginaceae* s.str. (= *Boraginoideae* sensu GÜRKE 1897) (Tab.1):

1. The *Limnanthaceae* show essential embryological characters which are found in a l l *Boraginaceae* s.str. (tenuinucellate ovule with a single multi-layered integument, lack of an endothelium [= integumentary tapetum], presence of branched vascular bundles in the integument). Moreover, some other embryological characters of the *Limnanthaceae* are found also in the *Boraginaceae* s.str., but only in a few species or genera (two-celled pollen grains; a lateral diverticle of the embryo sac; a persistent and hypertrophied synergid; nuclear endosperm; mature embryo of MARTIN's "Investing-type"). The development of the seed coat and pericarp shows similar features in both families.

2. Also some other characters of the *Limnanthaceae* which are n o t embryological are found in (almost) a l l *Boraginaceae* s.str. (a single gynobasic style; ovary deeply devided into segments, maturing into 1-seeded mericarps [nutlets]; a persistent calyx). Moreover, some other non-embryological characters of the *Limnanthaceae* are found also in the *Boraginaceae* s.str., but only in a few species or genera (flowers solitary and long-pedunculate; similar stigma and stigma papillae). As regards indumentum, there are besides glabrous also a few hairy species of *Limnanthaceae*, on the other hand there are few glabrous species and genera of the *Boraginaceae* s.str.

3. The distribution of the *Limnanthaceae* (North America, chiefly California) fits in with the second large (beside the Mediterranean) centre of evolution of *Boraginaceae* s.str., radiating especially from California.

4. The *Limnanthaceae* differ, however, from the *Boraginaceae* s.str. in pinnatifid to pinnate leaves, the distinct petals, the diplostemonous androecium, the number of carpels (3-5) with only one ovule in each carpel. These differences are perhaps not so essential as they appear, namely:
   a) The cotyledons of the seedlings of the *Limnanthaceae* are simple, entire and similar to those of a few species (genera) of the *Boraginaceae* s.str..
   b) The distinct petals of the *Limnanthaceae* are perhaps only a very reduced variant concerning the corolla tubes of the *Boraginaceae* s.str., which differ very much in length (from long to quite short).
   c) Some observations suggest that the fornices (= "Hohlschuppen", "faucal appendages", "teeth") of the *Boraginaceae* s.str. corollas correspond to the inner staminal whorl, that is that the haplostemonous androecium of the *Boraginaceae* s.str. might be derived from a diplostemonous androecium (as is characteristic in the *Limnanthaceae*).
   d) Concerning the different number of carpels and ovules in each carpel, there are within the *Boraginaceae* s.str. very rarely species with more than two carpels (*Trigonotis* [= *Zoelleria*] *procumbens*, *T. pleiomera*). On the other side there are also species, in which one half of the carpel is reduced and therefore only one seed develops in each carpel (as is characteristic in the *Limnanthaceae*).
   e) The morphologically unique pollen grains of the *Limnanthaceae* are perhaps a variant of the pollen grains of the *Boraginaceae* s.str., which are extraordinarily variable. - Especially the young microspores of both families show a certain similarity (an equatorial constriction).

5. The embryological characters of the *Cordioideae*, *Ehretioideae* and *Heliotropioideae* (subfamilies of the *Boraginaceae* sensu GÜRKE 1897) suggest that the *Cordioideae* are somewhat distant, but that the *Ehretioideae* (especially *Ehretia*, *Rotula*) and the *Heliotropioideae* (*Heliotropium*, *Ixorhea*) are closely related. Also the pericarp (especially the endocarp) structures point towards these relations. However, the *Cordioideae*, *Ehretioideae* and *Heliotropioideae* differ from the *Boraginaceae* s.str. in many respects, far more than the *Limnanthaceae* from the *Boraginaceae* s.str. (Tab.1).

6. There is no doubt that the *Limnanthaceae* represent a separate family which, however, is closely related to the *Boraginaceae* s.str. and ought to be placed immediately beside these in the same order.

XI. Danksagung

Großen Dank schulde ich vor allem Herrn Univ.- Professor Dr. F. EHRENDORFER, Direktor des Botanischen Institutes der Universität Wien. Er brachte meinen Arbeiten stets das größte Interresse entgegen, gewährte mir in großzügiger Weise die uneingeschränkte Benützung der Bibliothek des Botanischen Institutes und nahm sich Zeit, das Manuskript durchzusehen und kritische Anregungen zu geben.

Ferner gilt mein besonderer Dank Herrn Univ.- Professor Dr. H.-D. BEHNKE (Heidelberg) für die Nachuntersuchung der Siebröhrenplastiden von *Limnanthes*, Herrn Univ.- Professor Dr. D. FÜRNKRANZ (Salzburg) und seiner Frau Gertrud für die Beschaffung von Samen und Heranzucht blühender Pflanzen von *Limnanthes douglasii*, Herrn Univ.- Professor Dr. M. HESSE (Wien) für die SEM- Aufnahmen der Narben von *Limnanthes douglasii* (Fig. 15 a-c), Frau Univ.- Dozent Dr. H. LEINFELLNER (Wien) für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, Herrn Univ.- Professor Dr. J. GREILHUBER (Wien) für graphische Verbesserungen an den Abbildungs-Vorlagen, und meiner Schwester, Frau Professor W. BARESCH, für mannigfache Hilfeleistungen. Sehr verbunden fühle ich mich Frau Dr. E. SVOMA, die in ihrer Freizeit das Manuskript auf Diskette geschrieben, und Frau I. EBERT, die den Text in eine reproduktionsfähige Gestalt gebracht und dabei keine Mühe gescheut hat.

XII. Literatur

ALTAMURA, L., COLASANTE, M. & D'AMATO, G. (1984): Numeri cromosomici per la flora Italiana. Inform. Bot. Ital. 16: 261-270.

ARBER, A. (1939): Studies in flower structure. V. On the interpretation of the petal and "corona" in *Lychnis*. Ann. Bot. (London) 3: 337-346.

BALTISBERGER, M. & CHARPIN, A. (1989): Chromosomenzählungen von GILBERT BOCQUET (†1986). Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, 55: 246-251.

BARBIER, E. & MATHEZ, J. (1973): Contribution à l'étude des Cynoglossées (Boraginacées): *Pardoglossum*, genre nouveau du Bassin Méditerranéen occidental. Candollea 28: 281-323.

BEHNKE, H.-D. (1984): Siebelement-Plastiden und Phloem-Proteine bei ausgewählten Familien der *Magnoliidae*. In: Mitteilungsband, Botaniker-Tagung, Wien, Sept. 1984. Deutsche Bot. Ges. S. 96.

BOLLIGER, M. (1983): Die Gattung *Pulmonaria* in Westeuropa. Phanerogam. Monographiae 8. Cramer, Vaduz.

BRAND, A. (1913): *Hydrophyllaceae*. In: ENGLER, A. (ed.): Das Pflanzenreich. IV. 251.

___ (1921): *Borraginaceae - Borraginoideae - Cynoglosseae*. In: ENGLER, A. (ed.): Das Pflanzenreich. IV. 252. Leipzig. 1-183.

___ (1931): *Borraginaceae - Borraginoideae - Cryptantheae*. In: ENGLER, A. (ed.): Das Pflanzenreich. IV. 252. Leipzig. 1- 236.

BRENDA, C. (1983): The efficiency of pollen transfer and rates of embryo initiation in *Cryptantha* (*Boraginaceae*). Oecologia 59: 262-268.

BREWBAKER, J.L. (1967): The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. Amer. J. Bot. 54: 1069-1083.

BRIECHLE, M. & HILGER, H.H. (1988): Die Embryogenese von *Microparacaryum intermedium* und die embryogenetische Klassifizierung der *Boraginaceae* nach SOUEGES. Flora 181: 45-59.

BROWN, R. (1833): Characters and descriptions of *Limnanthes*. London. Edinburgh Phil. Mag. & J. Sci. 3: 70-71.

BUCHNER, R., HALBRITTER, H., PFUNDNER, G. & HESSE, M. (1990): Pollen of *Limnanthes douglasii*: A reinvestigation. Grana (im Druck).

BUNGE, A. (1871): *Heliocarya*, eine neue Borraginaceen-Gattung nebst einigen Bemerkungen über Borragineen überhaupt. Moskau.

CASPER, B.B. (1984): On the evolution of embryo abortion in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*. Evolution 38: 1337-1349.

___ (1987): Spatial patterns of seed dispersal and postdispersal seed predation of *Cryptantha flava* (*Boraginaceae*). Amer. J. Bot. 74: 1646-1655.

___ (1988): Evidence for selective embryo abortion in *Cryptantha flava*. Amer. Naturalist 132: 318-326.

CHATIN, A. (1856): Mémoire sur les Limnanthées et les Coriariées. Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 4, 6: 247-273.

CLARKE, G.C.S. (1980): *Boraginaceae*. In: PUNT, W. & CLARKE, G.C.S. (eds.): The Northwest European Pollen Flora 2. Amsterdam: 59-101.

CORNER, E.J.H. (1976): The Seeds of Dicotyledons. Vol. I, II. Cambridge.

CRÉTÉ, P. (1950): Embryogénie des Borragacées. Développement de l'embryon chez l'*Anchusa officinalis* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 230: 1198-1199.

___ (1951): Développement de l'embryon chez l'*Alkanna lutea* A.DC. (*Nonnea lutea*). Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 232: 1689-1691.

___ (1953): Développement de l'embryon chez l'*Eritrichium strictum* DECN. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 236: 224-226.

___ (1955): Développement de l'embryon chez le *Cynoglossum officinale* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 241: 660-662.

___ (1959): Développement du proembryon chez le *Pulmonaria officinalis* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 249: 2095-2097.

___ (1963): Embyro. In: MAHESHWARI, P. (ed.): Recent Advances in the Embryology of Angiosperms. Univ. Delhi. 171-220.

CRONQUIST, A. (1981) : An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York.

DAHLGREN, G. (1989): The last Dahlgrenogram. System of classification of the Dicotyledons. In: KIT TAN & al. (eds.): The DAVIS & HEDGE Festschrift. Edinburgh. 248-260.

DAHLGREN, K.V.O. (1922): Die Embryologie der Loganiaceen- Gattung *Spigelia*. Svensk Bot. Tidskr. 16: 77-87.

DAHLGREN, R. (1975): A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. Bot. Not. 128: 119-147.

___ (1977): A commentary on a diagrammatic presentation of the angiosperms in relation to the distribution of character states. Pl. Syst. Evol., Suppl. 1: 253-283.

___ (1980): A revised system of classification of the angiosperms. Bot. J. Linn. Soc. London 80: 91-124.

___ (1983): General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. Nord. J. Bot. 3: 119-149.

DAVIS, G.L. (1966): Systematic Embryology of the Angiosperms. New York, London etc.

DIEZ, M.J. (1983): Pollen morphology of genus *Anchusa* L. (*Boraginaceae*). Its taxonomic interest. Pollen & Spores 25: 367-382.

___, VALDÉS, B. & FERNÁNDEZ, I. (1986): Pollen morphology of Spanish *Lithospermum* s.l. (*Boraginaceae*) and its taxonomic significance. Grana 25: 171-176.

DUFAU, O. (1961): Structure cytologique du pollen de quelques angiospermes. Rev. Gén. Bot. 68: 73-110.

ENGLER, A. (1892): Syllabus der Vorlesung über spezielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik. Berlin.

___ & PRANTL, K.A.E. (1897): Die Natürlichen Pflanzenfamilien. IV, 3 a. Leipzig.

ERDTMAN, G. (1952): Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. Stockholm.

EYSEL, G. (1937): Die Embryosackentwicklung von *Limnanthes douglasii* R.BR. Dissertation Univ. Marburg/Lahn.

FAGERLIND, F. (1939): Kritische und revidierende Untersuchungen über das Vorkommen des Adoxa("Lilium")-Typus. Acta Horti Berg. 13, Nr.1: 1-49.

FATHIMA, T. (1966): Sporogenesis and the development of gametophytes in *Cordia alba* L. Curr. Sci. 35: 73-74.

___ (1967): Embryological studies in *Trichodesma zeylanicum* R.BR. Curr. Sci. 36: 53.

FEDOROV, A.A. (1969): Chromosome Numbers of Flowering Plants. Leningrad.

FERNÁNDES CASAS, J. & al. (1980): Números cromosomáticos de plantas occidentalis. Anales Jard. Bot. Madrid 37: 199-200.

FULVIO, T.E. di (1965): Sobre la embriologia de *Cortesia cuneifolia* (*Boraginaceae*). Kurtziana 2: 7-25.

___ (1966): Embriologia de *Plagiobothrys tenellus* (*Boraginaceae*). Kurtziana 3: 183-199.

___ (1978): Sobre la vasculatura floral, embriologia y cromosomas de *Ixorhea tschudiana* (*Heliotropiaceae*). Kurtziana 11: 75-105.

___ (1979): El endosperma y el embrion en el sistema de *Tubiflorae*, con especial referencia a *Boraginaceae* e *Hydrophyllaceae*. Kurtziana 12-13: 101-112.

___ (1981): La embriologia en la sistematica de angiospermas. Kurtziana 14: 21-39.

FÜRNKRANZ, D. (1967): Einige neue Boraginaceen-Chromosomenzahlen. Oesterr. Bot. Z. 144: 341-345.

GADELLA, T.W.J. (1978): Variatie en hybridisatie bij enkele taxa van het genus *Symphytum*. Gorteria 9: 88-93.

___ (1984): Notes on *Symphytum* (*Boraginaceae*) in North America. Ann. Missouri Bot. Gard. 71: 1061-1067.

___ & KLIPHUIS, E. (1978): Cytotaxonomic studies on the genus *Symphytum*. 8. Chromosome numbers and classification of ten European species. Proc. Koninkl. Nederland. Akad. Wetensch. (Biol. Med.) 81: 162-172.

___, KLIPHUIS, E. & HUIZING, H.J. (1983): Cyto- and chemotaxonomical studies on the sections *Officinalia* and *Coerulea* of the genus *Symphytum*. Bot. Helvetica 93: 169-192.

GANDERS, F.R. (1979 a): The biology of heterostyly. New Zealand. J. Bot. 17: 607-635.

___ (1979 b): Heterostyly in *Lithospermum cobrense* (*Boraginaceae*). Amer. J. Bot. 66: 746-748.

GAVIRIA, J. (1987): Die Gattung *Cordia* von Venezuela. Mitt. Bot. Staatssamml. München 23: 1-279.

GEITLER, L. (1936): Vergleichend-zytologische Untersuchungen an *Myosotis*. Jahrb. Wiss. Bot. 83: 707-724.

GOLDBLATT, P. (1981): Index to Plant Chromosome Numbers 1975-1978. Monogr. Syst. Bot. Vol. 5. Missouri Bot. Gard.

___ (1984): Index to Plant Chromosome Numbers 1979-1981. Monogr. Syst. Bot. Vol. 8. Missouri Bot. Gard.

___ (1985): Index to Plant Chromosome Numbers 1982-1983. Monogr. Syst. Bot. Vol. 13. Missouri Bot. Gard.

GRAU, J. (1964): Die Zytotaxonomie der *Myosotis-alpestris*- und der *Myosotis-silvatica*-Gruppe in Europa. Oesterr. Bot. Z. 111: 561-617.

___ (1968): Cytologische Untersuchungen an Boraginaceen. I. Mitt. Bot. Staatssamml. München 7: 277-294.

___ (1981): Zwei neue Arten der Gattung *Cryptantha* LEHM. (*Boraginaceae*) und ihre systematische Stellung. Mitt. Bot. Staatssamml. München 17: 511-526.

___ (1988): Chromosomenzahlen chilenischer *Boraginaceae*. Mitt. Bot. Staatssamml. München 27: 29-32.

___ & LEINS, P. (1968): Pollenkorntypen und Sektionsgliederung der Gattung *Myosotis*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 81: 107-115.

___ & SCHWAB, A. (1982): Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis*. Mitt. Bot. Staatssamml. München 18: 9-58.

GUÉGUEN, M.F. (1900): Recherches sur le tissue collecteur et conducteur des phanérogames. J. Bot. (Paris) 14: 165-172.

___ (1902): Anatomie comparée du tissue conducteur du style et du stigmate de phanérogames. J. Bot. (Paris) 16: 48-65.

GUIGNARD, L. (1882): Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 6, 13: 136-199:

___ (1893): Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. J. Bot. (Paris) 7: 205-214 (*Boraginaceae*); 307 (*Limnanthaceae*).

GÜRKE, M. (1897): *Boraginaceae*. In: ENGLER, A. & PRANTL, K.A.E. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV, 3a. Leipzig.

GVINIAŠVILI, C.N. (1976): Kavkazskie predstaviteli roda *Symphytum* L. (*Boraginaceae* JUSS.). Tbilisi.

HALLIER, H. (1912): L'origine et le système phylétique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat. sér. III B, 1: 146-234.

HANF, M. (1935): Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. Beih. Bot. Centralbl. 54 A: 99-141.

HANUMANTHA RAO, B. & PRAKASA RAO, P.S. (1980): Female gametophyte in *Anchusa officinalis* L. - A reinvestigation. Curr. Sci. 49: 77-79.

___ & PRAKASA RAO, P.S. (1989): Development of endosperm in *Rochelia stylaris* BOISS. Curr. Sci. 58: 684-685.

HARTL, D. (1963): Das Plazentoid der Pollensäcke, ein Merkmal der Tubifloren. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 76: 70-72.

HAUPTLI, H., WEBSTER, B.D. & al. (1978): Variation in nutlet morphology of *Limnanthes*. Amer. J. Bot. 65: 615-624.

HEGELMAIER, F. (1886): Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. Bot. Zeitung, 2. Abt. (Leipzig), 44: 529-539; 545-555; 561-578; 585-596.

HEGI, G. (1927): *Boraginaceae*. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. V. 3. Teil: 2122-2232. München.

____ (1966): Unveränderter Nachdruck.

____ (1968): Nachträge, Berichtigungen und Ergänzungen zu den unveränderten Nachdrucken der Bände IV/3, V/1 bis V/4. 113. Fam. *Boraginaceae*. S. 2252 b - 2253 b.

HEGNAUER, R. (1964): Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. III: 288-306 (*Boraginaceae*). Basel und Stuttgart.

____ (1966): Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. IV: 390-393 (*Limnanthaceae*). Basel und Stuttgart.

HESLOP-HARRISON, Y. (1981): Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. Nord. J. Bot. 1: 401-420.

____ & SHIVANNA, K.R. (1977): The receptive surface of the angiosperm stigma. Ann. Bot. (London) 41: 1233-1258.

HIGGINS, L.C. (1980): *Boraginaceae* of the southwestern United States. Great Basin Naturalist 39: 293-350.

HILGER, H.H. (1981 a): Entwicklungstendenzen im Fruchtbau der anemochoren Boraginaceengattungen *Mattiastrum* und *Paracaryum*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 94: 677-687.

____ (1981 b): Die Perikarpentwicklung geflügelter Klausen aus dem *Paracaryum*-Verwandtschaftskreis (*Cynoglosseae*, *Boraginaceae*). Pl. Syst. Evol. 138: 73-88.

____ (1984): Wachstum und Ausbildungsformen des Gynoeceums von *Rochelia* (*Boraginaceae*). Pl. Syst. Evol. 146: 123-139.

____ (1985): Ontogenie, Morphologie und systematische Bedeutung geflügelter und glochidientragender *Cynoglosseae*- und *Eritricheae*- Früchte (*Boraginaceae*). Bot. Jahrb. Syst. 105: 323-378.

____ (1986): Mikromorphologische Untersuchungen an Klausenoberflächen von *Boraginaceae*. II. *Mattiastrum* (BOISS.) BRAND (*Cynoglosseae*). Beitr. Biol. Pflanzen 61: 145-165.

____ (1987): Fruchtbiologische Untersuchungen an *Heliotropioideae* (*Boraginaceae*). I. Die Ontogenie der monospermen Früchte von *Heliotropium supinum* L. Flora 179: 291-303.

____ (1989): Flower and fruit development in the Macaronesian endemic *Ceballosia fruticosa* (syn. *Messerschmidia fruticosa*, *Boraginaceae*, *Heliotropioideae*). Pl. Syst. Evol. 166: 119-129.

____, BALZER, M., FREY, W. & PODLECH, D. (1985): Heteromerikarpie und Fruchtpolymorphismus bei *Microparacaryum*, gen. nov., (*Boraginaceae*). Pl. Syst. Evol. 148: 291-312.

____ & RICHTER, U. (1982): Untersuchungen zur Ausbildung der Klausen und ihrer Oberflächenskulpturen bei *Paracaryum intermedium* (*Boraginaceae*) aus Jordanien. Beitr. Biol. Pflanzen 57: 205-220.

HITCHCOCK, C.L. & CRONQUIST, A. (1973): Flora of the Pacific Northwest. Seattle and London.

HOFMANN, U. & LUDEWIG, J. (1985): Morphologie und systematische Stellung von *Limnanthes douglasii* R.BROWN, einem repräsentativen Vertreter der *Limnanthaceae*. Bot. Jahrb. Syst. 105: 401-431.

HOFMEISTER, W. (1858): Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. Wiss. Bot. 1: 82-188.

HOOKER, J.D. (1864-1867): Handbook of the New Zealand Flora. London.

HUIZING, H.J. (1985): Chemosystematics: an aid in the study of interrelationships of *Symphytum* taxa. Acta Bot. Neerl. 34: 430.

HUTCHINSON, J. (1969): Evolution and Phylogeny of Flowering Plants. London, New York.

HUYNH, K.-L. (1971): The morphological development of the pollen of *Limnanthes douglasii* (*Limnanthaceae*). Grana 11: 58-61.

___ (1972 a): The original position of the generative nucleus in the pollen tetrads of *Agropyron*, *Itea*, *Limnanthes* and *Onosma*, and its phylogenetic significance in the angiosperms. Grana 12: 105-112.

___ (1972 b): Étude de l'arrangement du pollen. V. Le pollen hétéropolaire du genre *Onosma* (*Boraginaceae*). Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat. 95: 5-10.

___ (1982): Le pollen du *Limnanthes douglasii* (*Limnanthaceae*) en microscopie éléctronique. Pollen & Spores 24: 211-234.

JAIN, S.K., BOUSSY, I.A. & HAUPTLI, H. (1978): Male sterility in maedowfoam. J. Heredity 69: 61-63.

JOHANSEN, D.A. (1950): Plant Embryology. Waltham, Massachusetts (USA).

JOHNSTON, I.M. (1928): Studies in the *Boraginaceae*. 7/2. Notes on various *Boraginoideae*. Contrib. Gray Herb. vol. 4, no. 81: 73-83.

___ (1930): Studies in the *Boraginaceae*. 8. Contrib. Gray. Herb. vol. 5, no. 92: 1-95.

___ (1935): Studies in the *Boraginaceae*. 11. J. Arnold Arbor. 16: 145-205.

___ (1940): Studies in the *Boraginaceae*. 14. Miscellaneous species from Asia, Malaysia and America. J. Arnold Arbor. 21: 48-66.

___ (1948): Studies in the *Boraginaceae*. 16. Species chiefly from Mexico and western United States. J. Arnold Arbor. 29: 227-241.

___ (1951): Studies in the *Boraginaceae*. 20. Representation of three subfamilies in eastern Asia. J. Arnold Arbor. 32: 1-26; 99-122.

___ (1952 a): Studies in the *Boraginaceae*. 22. Noteworthy species chiefly Asian and South American. J. Arnold Arbor. 33: 62-78.

___ (1952 b): Studies in the *Boraginaceae*. 23. A survey of the genus *Lithospermum*. J. Arnold Arbor. 33: 299-366.

___ (1953 a): Studies in the *Boraginaceae*. 24. Three genera segregated from *Lithospermum*, J. Arnold Arbor. 34: 1-16.

___ (1953 b): Studies in the *Boraginaceae*. 25. A revaluation of some genera of the *Lithospermeae*. J. Arnold Arbor. 34: 258-299.

___ (1954 a): Studies in the *Boraginaceae*. 26. Further revaluations of the genera of the *Lithospermeae*. J. Arnold Arbor. 35: 1-81.

___ (1954 b): Studies in the *Boraginaceae*. 27. Some general observations concerning the *Lithospermeae*. J. Arnold Arbor. 35: 158-166.

___ (1956): Studies in the *Boraginaceae*. 28. New or otherwise interesting species from America and Asia. J. Arnold Arbor. 37: 288-306.

___ (1957): Studies in the *Boraginaceae*. 29. *Echiochilon* and related genera. J. Arnold Arbor. 38: 255-293.

JOHRI, B.M. (1963): Embryology and taxonomy. In: MAHESHWARI, P. (ed.): Recent Advances in the Embryology of Angiosperms. Univ. Delhi. 395-444.

___ (1970): *Limnanthaceae*. Bull. Indian Natl. Sci. Acad. No. 41: 110-113.

___ & MAHESHWARI, P. (1951): The embryo-sac of *Floerkea proserpinacoides* WILLD. Curr. Sci. 20: 44-46.

___ & VASIL, I.K. (1956): The embryology of *Ehretia laevis* ROXB. Phytomorphology 6:134-143.

JÖNSSON, B. (1879/80): Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Acta Univ. Lund. 16.

JOSHI, B.M. & DWIVEDI, N.K. (1980): Studies on Indian desert plants. V. Floral anatomy and embryology of *Heliotropium supinum* L. Trans. Indian Soc. Desert Technol. Univ. Cent. Desert Stud. 5 (2): 32-38. (Referat in: Ref. Žurn. Biol. 1982: 4 B 377).

___ & VIJAS, K.G. (1984): Seed development and pericarp structure in *Cynoglossum glochidiatum* WALL. ex BENTH. J. Curr. Biosci. 1 (4): 182-184. (Referat in: Ref. Žurn. Biol. 1988: 4 B 446).

JUNELL, S. (1938): Über den Fruchtknotenbau der Borraginazeen mit pseudomonomeren Gynäzeen. Svensk Bot. Tidskr. 32: 261-273.

KESSELI, R.V. & JAIN, S.K. (1984): New variation and biosystematic patterns detected by allozyme and morphological comparisons in *Limnanthes* sect. *Reflexae* (*Limnanthaceae*). Pl. Syst. Evol. 147: 133-165.

KHALEEL, T.F. (1974): Embryology of *Cynoglossum denticulatum* DC. Bot. Not. 127: 193-210.

___ (1975): Embryology of *Cordia*. Bot. Gaz. 136: 380-387.

___ (1977): Embryology of *Trichodesma* (*Boraginaceae*). Bot. Not. 130: 441-452.

___ (1978 a): Embryology of *Heliotropium scabrum* and *H. strigosum* (*Boraginaceae*). Pl. Syst. Evol. 129: 45-62.

___ (1978 b): Embryology of *Ehretia acuminata* R.BR. (Boraginaceae). Proc. Montana Acad. Sci. 37: 35-53.

___ (1982): Embryology of *Cordia sebestena* (*Boraginaceae*). Pl. Syst. Evol. 139: 303-311.

KHANNA, P. (1964 a): Embryology of *Trichodesma amplexicaule* ROTH. Bull. Torr. Bot. Club 91: 105-114.

___ (1964 b): Embryology of *Mertensia*. J. Indian Bot. Soc. 43: 192-202.

KINZEL, H. (1989): Calcium in the vacuoles and cell walls of plant tissue. Flora 182: 99-125.

KÜHN, G. (1927): Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen. Bot. Jahrb. Syst. 61: 325-379.

KUPRIANOVA, L.A. & ALYOSHINA, L.A. (1972): Pollen and Spores of Plants from the Flora of European Part of the USSR. I. Leningrad.

LEBÈGUE, A. (1962): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Borago officinalis* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 254: 3413-3415.

LEPPER, L. (1982): Cytologische Untersuchungen in Angiospermen. Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Naturwiss. Reihe 31: 251-258.

___ (1985): Karyologische Untersuchungen an *Pulmonaria obscura* DUM., *P. angustifolia* L. und *P. mollis* WULFEN etc. Gleditschia 13: 29-35.

LHOTSKÁ, M. (1974): Ein neuer Typ der Heteromerikarpie. Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 9:437-438.

LINDLEY, J. (1833): Nixus plantarum. London.

___ (1853): The Vegetable Kingdom. London.

LÖTSCHER, K. (1905): Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora 94: 213-262.

LÖVE, A. (1977): IOPB chromosome numbers reports. 58. Taxon 26: 557-565.

___ (1978 a, b): IOPB chromosome numbers reports. 59, 61. Taxon 27: 53-61; 375-392.

___ (1979): IOPB chromosome numbers reports. 64. Taxon 28: 391-408.

___ (1980): IOPB chromosome numbers reports. 68. Taxon 29: 533-547.

___ (1981 a, b, c): IOPB chromosome numbers reports. 70, 72, 73. Taxon 30: 68-80; 694-708; 829-861.

___ (1982 a, b, c, d): IOPB chromosome numbers reports. 74-77. Taxon 31: 119-129; 342-368; 574-598; 761-777.

___ (1983 a, b): IOPB chromosome numbers reports. 78, 80. Taxon 32: 138-141; 504-511.

___ (1984): IOPB chromosome numbers reports. 82. Taxon 33: 126-134.

___ (1985): IOPB chromosome numbers reports. 86. Taxon 34: 159-164.

___ (1986): IOPB chromosome numbers reports. 93. Taxon 35: 897-903.

___ (1987 a, b): IOPB chromosome numbers reports. 94, 95. Taxon 36: 282-285; 493-498.

___ (1988): IOPB chromosome numbers reports. 99. Taxon 37: 396-399.

LUBCOCK, J. (1892): Contribution to our Knowledge of Seedlings. II. London.

LUQUE, T. & VALDÉS, B. (1984): Karyological studies on Spanish *Boraginaceae*: *Lithospermum* L. s. lato. Bot. J. Linn. Soc. 88: 335-350.

MACBRIDGE, J.F. (1917): A revision of the North American species of *Amsinckia*. Contr. Gray Herb. No. 49: 1-16.

MAHESHWARI, P. (1950): An Introduction to the Embryology of Angiosperms. New York.

___ & JOHRI, B.M. (1956): The morphology and embryology of *Floerkea proserpinacoides* WILLD. with a discussion on the systematic position of the family *Limnanthaceae*. Bot. Mag. (Tokyo) 69: 410-423.

MÁJOVSKÝ, J. & UHRIKOVÁ, A. (1985): Karyotaxonomisches Studium einiger Arten der slowakischen Flora. V. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae Bot. 32: 59-65.

MAŁECKA, J. (1975): The course of differentiation of the endosperm of *Echium vulgare* L. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 18: 13-26.

___ (1977): The course of differentiation of the endosperm of *Lithospermum arvense* L. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 20: 33-40.

___ (1981 a): Cytological differentiation of the embryo sac in *Boraginaceae*. Acta Soc. Bot. Poloniae 50: 147-149.

___ (1981 b): Cytological processes during the differentiation of the elements of embryo sac in *Cerinthe minor* L. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 23: 55-67.

MANSOUR, R.M.A. & SALEH, N.A.M. (1986): The flavonoids of *Alkanna orientalis*. Lloydia 49: 356.

MARKOVA, M.L. (1989): Chromosome numbers of Bulgarian angiosperms. Fitologija (Sofia) 36: 67-68.

MARTICORENA, C.P. (1968): Granos de pollen de plantas Chilenas. I. Gayana, Bot. No. 17: 1-66.

MARTIN, A.C. (1946): The comparative internal morphology of seeds. Amer. Midl. Naturalist 36: 513-660.

MARTINS, E.S. (1987): New species of *Boraginaceae* from Flora Zambesiaca area. Garcia de Orta, Sér. Bot. 9: 70-77.

MASCRÉ, M. (1922): Sur l'étamine des Borraginées. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 175: 987-989.

MASON, Ch. T., Jr. (1951): Development of the embryo-sac in the genus *Limnanthes*. Amer. J. Bot. 38: 17-22.

___ (1952): A systematic study of the genus *Limnanthes* R.BR. Univ. Calif. Publ. Bot. 25: 455-512.

MATHUR, N. (1956): The embryology of *Limnanthes*. Phytomorphology 6: 41-51.

MELCHIOR, H. (1964): A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl., II. Berlin.

MERXMÜLLER, H. (1960): *Wellstediaceae*. Mitt. Staatssamml. München 3: 619-622.

MILLER, J.S. (1988): A revised treatment of *Boraginaceae* for Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 456-521.

MILLSAPS, V. (1940): Structure and development of the seed of *Cynoglossum amabile* STAPF and DRUMM. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 56: 140-164.

MOORE, D.M. (1981): Chromosome numbers of Fuegian angiosperms. Bot. Soc. Broter. Sér. 2, 53: 995-1012.

MOORE, J.A. (1936): Morphology of the gynobase in *Mertensia*. Amer. Midl. Naturalist 17: 749-752.

MOORE, R.J. (1973): Index to Plant Chromosome Numbers. 1967-1971. Regnum Veg. 90.

___ (1974): Index to Plant Chromosome Numbers. 1972. Regnum Veg. 91.

___ (1977): Index to Plant Chromosome Numbers. 1973/74. Regnum Veg. 96.

MURÍN, A. & MÁJOVSKÝ, J. (1982): Die Bedeutung der Polyploidie in der Entwicklung der in der Slowakei wachsenden Arten der Gattung *Symphytum* L. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 29: 1-25.

___ & MÁJOVSKÝ, J. (1987): Karyological study of the Slovak flora. 19. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 34: 3-20.

NAGARAJ, M. & FATHIMA, T. (1967): Embryological studies in *Rotula aquatica* LOUR. Proc. Indian Acad. Sci., B, 66: 106-116.

___ & FATHIMA, T. (1968): A note on the sporogenesis and gametogenesis in *Adelocaryum*. Curr. Sci. 37: 265-267.

___ & FATHIMA, T. (1971): Studies on the structure and development of pericarp and seed coat in *Rotula aquatica* LOUR. Proc. Indian Acad. Sci., B, 74: 314-318.

NETOLITZKY, F. (1926): Anatomie der Angiospermen-Samen. In: LINSBAUER, K. (ed.): Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin. II. Abt., 2. Teil, Bd. 10.

NEUBAUER, H.F. (1977): Über Knotenbau und Blattgrund von *Cordia myxa* L., *Anchusa officinalis* L. und *Borago officinalis* L. Bot. Jahrb. Syst. 98: 362-371.

___ (1981): Über Knotenbau und Blattgrundvaskularisation bei Dikotylen. Übersicht und Zusammenfassung. Beitr. Biol. Pflanzen 56: 357-366.

OLESEN, J.M. (1979): Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* DUMORT (*Boraginaceae*). New Phytol. 82: 757-768.

OLTMANN, O. (1971): Pollenmorphologisch-systematische Untersuchungen innerhalb der *Geraniales*. Dissert. Bot. (Vaduz) 11.

ORNDUFF, R. (1976): The reproductive system of *Amsinckia grandiflora*, a distylous species. Syst. Bot. 1: 57-66.

___ & CROVELLO, T.J. (1968): Numerical taxonomy of *Limnanthaceae*. Amer. J. Bot. 55: 173-182.

PAL, P. (1963): Comparative studies in four species of *Heliotropium*. Proc. Natl. Inst. Sci. India, Pt. B, Biol. Sci. 29: 1-40.

PARKER, W.H. & BOHM, B.A. (1979): Flavonoids and taxonomy of the *Limnanthaceae*. Amer. J. Bot. 66: 191-197.

PASHUK, K.T. (1987): Chromosome numbers in species of subalpine belt of Chernogora (Ukr. Carpath.). Bot. Žurn. SSSR 72: 1069-1074.

PAYER, J.B. (1857): Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.

PHILIPP, M. & SCHOU, O. (1981): An unusual heteromorphic incompatibility system. Distyly, self-incompatibility, pollen load and fecundity in *Anchusa officinalis* (*Boraginaceae*). New Phytol. 89: 693-703.

PILGER, R. (1912): Die Gattung *Wellstedia* in Südwestafrika. Bot. Jahrb. Syst. 46: 558-561.

PITOT, A. (1937): Le développement de l'ovule chez le *Symphytum orientale* L. Bull. Soc. Bot. France 84: 149-153.

POPOVA, T.N. & ZEMSKOVA, E.A. (1985): To the caryosystematics of the genus *Onosma* (*Boraginaceae*). Bot. Žurn. SSSR 70: 199-205.

PRZYWARA, L. (1986/87): Biostystematic studies on the series *Palustres* M.POP. of the genus *Myosotis* L. from Poland. Fragm. Florist. Geobot. 31/32: 77-116.

RAMAMURTI, B.A. (1958): Life history of *Heliotropium curassavicum*. J. Vikram Univ. 2: 134-137. Zitat aus: DAVIS 1966.

RAO, B.H. & RAO, P.S.P. (1983): The development of embryo in *Lycopsis orientalis* LINN. Curr. Sci. 52: 28-30.

___ & RAO, P.S.P. (1984): Embryology of three species of *Ehretia*. Proc. Indian Acad. Sci. Pl. Sci. 93: 57-65.

RATHORE, R.K.S. & LAKSHMI, V. (1978): A comparative morphological study of woody and herbaceous members of *Boraginaceae*. J. Indian Bot. Soc. 57, Suppl., p. 42.

RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I. (1978): Origin and relationships of the California flora. Univ. Calif. Publ. Bot. 72: 1-134.

RAY, P.M. & CHISAKI, H.F. (1957): Studies on *Amsinckia*. I. A synopsis of the genus, with a study of heterostyly in it. Amer. J. Bot. 44: 529-536.

REICHE, K. (1896): *Limnanthaceae*. In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig. III. / 5. Abt.: 136-137.

RIEDL, H. (1968): Die neue Tribus *Trigonotideae* und das System der *Boraginoideae*. Oesterr. Bot. Z. 115: 291-321.

ROSANOFF, S. (1866): Morphologisch-embryologische Studien. Jahrb. Wiss. Bot. 5: 72-82.

ROTH, I. (1977): Fruits of Angiosperms. In: LINSBAUER, K. (ed.): Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Stuttgart. Band X, Teil 1., 2. Aufl.

RUSSELL, A.M. (1919): A comparative study of *Floerkea proserpinacoides* and allies. Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania 4: 401-418.

SAUER, W. (1987): The *Pulmonaria dacica* group: its affinities with central and south-east European allies and with the genus *Paraskevia* (*Boraginaceae*). Pl. Syst. Evol. 155: 257-276.

SCHAEFER, H. (1942): Die Hohlschuppen der Boraginaceen. Bot. Jahrb. Syst. 72: 303-346.

SCHNARF, K. (1931): Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.

___ (1937): Studien über den Bau der Pollenkörner der Angiospermen. Planta 27: 450-465.

___ (1939): Variation im Bau des Pollenkornes der Angiospermen. Tabulae Biol. (den Haag) 17: 72-89.

SCHOLZ, H. (1964): *Limnanthaceae*. In: MELCHIOR, H. (ed.): A. ENGLER's Syllabus der Pflanzenfamilien. II. Berlin. 247.

SEIBERT, J. (1978): Fruchtanatomische Untersuchungen an *Lithospermeae* (*Boraginaceae*). Dissert. Bot. (Vaduz) 44.

SHIRATO, K., KAMIZYO, A. & TANAKA, N. (1987): Pollen development of *Symphytum*. 14 Internatl. Bot. Congr. Berlin 1987: Abstr. 5-136-8, p. 316.

SOUÈGES, R. (1921 a): Embryogénie des Boragacées. Les premiers termes du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida*. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 173: 726-728.

___ (1921 b) Embryogénie des Boragacées. Les derniers stades du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida*. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 173: 848-850.

___ (1923): Développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida*. Bull. Soc. Bot. France 70: 385-401.

___ (1938 a): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Lycopsis arvensis*. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 207: 640-642.

___ (1938 b): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez l'*Echium vulgare*. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 207: 871-872.

___ (1941): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Symphytum officinale* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 212: 245-246.

___ (1943): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez l'*Heliotropium peruvianum* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 217: 551-553.

___ (1950 a): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Lithospermum arvense*. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 230: 2142-2145.

___ (1950 b): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Cerinthe minor* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 231: 200-202.

___ (1951): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez l'*Onosma nanum* DC. (*O. decipiens* SCHOTT. et KOTSCHY). Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 232: 2164-2167.

___ (1952): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Lithospermum officinale* L. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 235: 217-219.

___ (1958 a): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez l'*Omphalodes linifolia*. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 247: 249-253.

___ (1958 b): Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez l'*Echinospermum lappula*. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 247: 761-766.

___ & CRÉTÉ, P. (1952): Les acquisitions les plus récentes de l'embryogénie des Angiospermes (1947-1951). Année Biol. 28: 9-45.

STENAR, H. (1925): Embryologische und zytologische Studien über *Limnanthes Douglasii* R.BR. Svensk Bot. Tidskr. 19: 133-152.

STIX, E. (1964): Pollenmorphologie von *Borago officinalis* L. Grana Palyn. 5: 24-32.

STRASBURGER, E. (1884): Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena.

___ (1889): Histologische Beiträge II. Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Jena.

STREY, M. (1931): Karyologische Studien an *Borraginoideae*. Planta 14: 682-730.

STRID, A. & ANDERSSON, I.A. (1985): Chromosome numbers of Greek mountain plants. Bot. Jahrb. Syst. 107: 203-228.

SVENSSON, H.G. (1925): Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen. Uppsala Univ. Årsskrift. 2.

TAKHTAJAN, A. (1959): Die Evolution der Angiospermen. Jena.

___ (1973): Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. Jena.

___ (1980): Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). Bot. Rev. (Lancaster) 46: 225-359.

___ (1987): Systema *Magnoliophytorum*. Soviet Sciences Press, Leningrad.

TATINTSEVA, S.S. (1981): Formation and development of sperms in angiosperms. Acta Soc. Bot. Poloniae 50: 99-101.

___ (1983): Male gamete form of angiosperms. In: ERDELSKÁ, O. & al. (eds.): Fertilization and Embryogenesis in Ovulated Plants. Bratislava. 113-115.

TEPPNER, H. (1974): Karyosystematik einiger asiatischer *Onosma*- Arten (*Boraginaceae*) inkl. *O. inexspectatum* TEPPNER, spec. nov. Pl. Syst. Evol. 123: 61-82.

___ (1980): die *Onosma alboroseum*- Gruppe (*Boraginaceae*). Phyton (Horn) 20: 135-157.

THORNE, R.F. (1981): Phytochemistry and angiosperm phylogeny, a summary statement. In: YOUNG, D.A. & SEIGLER, D.S. (eds.): Phytochemistry and Angiosperm Phylogeny. New York. 233-295.

___ (1983): Proposed new realignments in the angiosperms. Nord. J.. Bot. 3: 85-117.

THULIN, M. (1987): *Bourreria* (*Boraginaceae*) in tropical Africa. Nord. J.. Bot. 7: 413-417.

TIEGHEM, PH. van (1898): Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pout améliorer la classification. J. Bot. (Paris) 12: 197-220.

___ (1906): Sur les Héliotropiacées. Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 9, 4: 261-271.

TOKĆ, E. (1976): Endosperm and embryo development in *Cynoglossum officinale* L. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 19: 47-58.

TROLL. W. (1957): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 2. Teil. Die blühende Pflanze. Jena.

VASIL, J.K. (1955): Morphology and embryology of *Ehretia laevis* ROXB. Proc. 42nd Indian Sci. Congr. (Baroda): 239.

VELDKAMP, J.F. (1988): Notes on *Pteleocarpa*, incertae sedis. Flora Malesiana Bull. 10: 47-50.

VENKATESWARLU, J. & ATCHUTARAMAMURTI, B. (1955): Embryological studies in *Boraginaceae* I. *Coldenia procumbens* LINN. J. Indian Bot. Soc. 34: 235-247.

VERESHCHAGINA, V.A. (1971): Microsporogenesis in the gynodioecious species *Echium vulgare*. Bot. Žurn. SSSR 56: 1006-1013.

___ (1976): Of some special embryological features of the gynodioecious species of the genus *Echium* (*Boraginaceae*). Bot. Žurn. SSSR 61: 1582-1589.

___ (1978 a): Study of the gynodioecy of *Echium amoenum* (*Boraginaceae*). 1. Flowering and pollination. Bot. Žurn. SSSR 63: 183-190.

___ (1978 b): Izučenie ginodiecii u *Echium amoenum* FISCH. et MEY. II. Razvitie pyl'nikov i pyl'cy v oboepolyh i funkcional'no ženskih cvetkah. Ekol. opylenija, Perm: 98-105. (Referat in: Ref. Žurn. Biol. 1979: 10B 371.)

___ (1979): Izučenie ginodiecii u *Echium amoenum* FISCH. et MEY. III. Zarodyševyj mešok i endosperm. Ekol. opylenija, Perm, no. 4: 3-12. (Referat in: Ref. Žurn. Biol. 1980: 4B 298.)

___ (1983): The development of endosperm in *Pulmonaria* (*Boraginaceae*). Bot. Žurn. SSSR 68: 1107-1112.

___ (1987): *Boraginaceae*. In: BATYGINA, T.B. & YAKOVLEV, M.S. (eds.): Comparative Embryology of Flowering Plants. IV. *Davidiaceae* - *Asteraceae*. Leningrad. 211-216.

___ & ERMISHINA, O.M. (1973): The study of meiosis in microsporocytes of sex flower forms of *Echium russicum* J.F. GMELIN (*Boraginaceae*). Bot. Žurn. SSSR 58: 1760-1764.

VESQUE, J. (1878): Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 6, 6: 237-285.

___ (1879): Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 6, 8: 261-390.

VOYTENKO, V.F. (1989): Heterocarpy (heterodiaspory) in angiospems. Concept analysis, classification and terminology. Bot. Žurn. SSSR 74: 281-297.

___ & OPARINA, S.N. (1985): Heterocarpy in the family *Boraginaceae*. Bot. Žurn. SSSR 70: 865-875.

___ & OPARINA, S.N. (1987): Anatomical analysis of heterocarpy in the *Boraginaceae* family. Bot. Žurn. SSSR 72: 569-580.

WARMING, E. (1873): Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. Bot. Abh. (Hanstein) 2: 1-90.

___ (1878): De l'ovule. Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 6, 5: 177-266.

WELLER, S.G. (1980): Pollen flow and fecundity in populations of *Lithospermum caroliniense*. Amer. J. Bot. 67: 1334-1341.

___ & ORNDUFF, R. (1977): Cryptic self-incompatibility in *Amsinckia grandiflora*. Evolution 31: 47-51.

___ & ORNDUFF, R. (1989): Incompatibility in *Amsinckia grandiflora* (*Boraginaceae*): distribution of callose plugs and pollen tubes following inter- and intramorph crosses. Amer. J. Bot. 76: 277-282.

WETTSTEIN, R. (1907): Handbuch der Systematischen Botanik. 1. Aufl. Leipzig und Wien.

___ (1935): Handbuch der Systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig und Wien.

WILLIS, J.C. (1966): A Dictionary of Flowering Plants and Ferns. 7th Ed. Cambridge.

WINKLER, H. (1941): Neue Deutung altbekannter Fruchtformen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 59: 104-109.

WUNDERLICH, R. (1954): Über das Antherentapetum mit besonderer Berücksichtigung seiner Kernzahl. Oesterr. Bot. Z. 101: 1-63.

___ (1959): Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. Oesterr. Bot. Z. 106: 203-293.

YAKOVLEV, M.S. & ZHUKOVA, G.Y. (1980): Chlorophyll in embryos of angiosperm seeds, a review. Bot. Not. 133: 323-336.

YAMAZAKI, T. (1974): A system of Gamopetalae based on the embryology. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. 11, no. 8-9: 263-281.

ZHUKOVA, G.Y. (1985): *Limnanthaceae*. In: YAKOVLEV, M.S. (ed.): Comparative Embryology of Flowering Plants. III. *Brunelliaceae* - *Tremandraceae*. Leningrad. 219-221.

___ & PETROVSKY, V.V. (1987): Chromosome numbers and taxonomy of some plant species from the northern Asia regions. Bot. Žurn. SSSR 72: 1617-1624.